

#### Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

#### Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

- + *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.
- + *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.
- + Beibehaltung von Google-Markenelementen Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.
- + Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

## Über Google Buchsuche

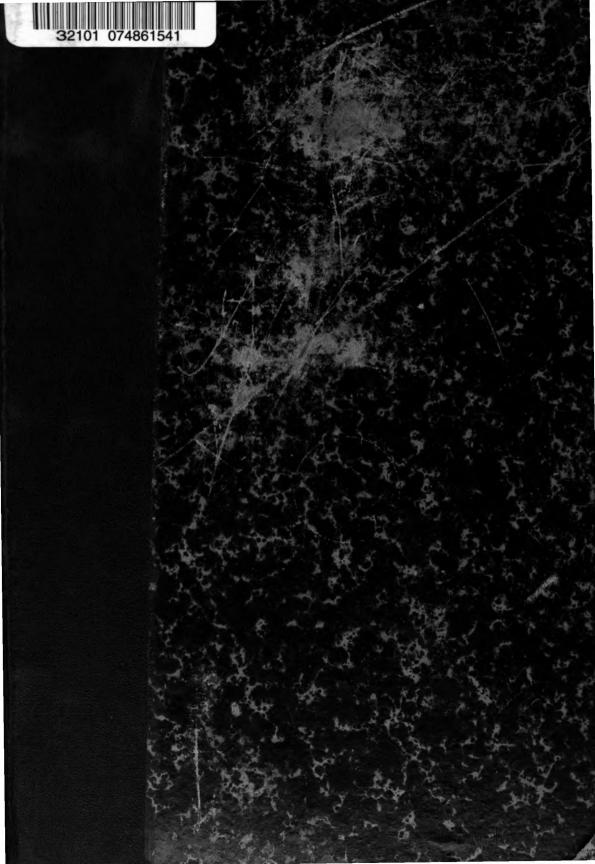
Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter http://books.google.com/durchsuchen.

This is a reproduction of a library book that was digitized by Google as part of an ongoing effort to preserve the information in books and make it universally accessible.



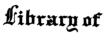
https://books.google.com









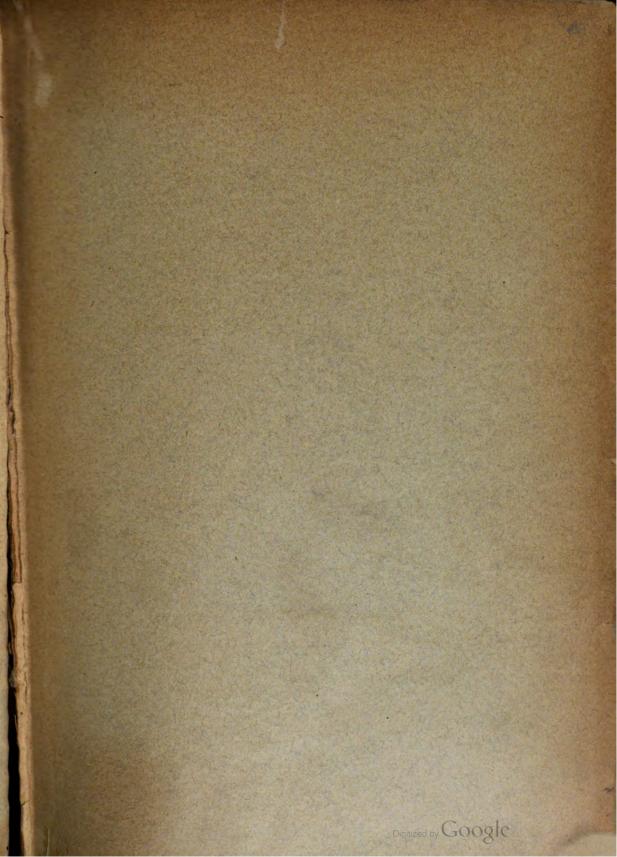




Princeton University.

Presented by Charles Williston M. Alpin . Class of '88.





## Archiv

für

# Protistenkunde

begründet von

Dr. Fritz Schaudinn

herausgegeben

von

Dr. M. Hartmann und Dr. S. von Prowazek

Dreiundzwanzigster Band

Mit 13 Tafeln und 88 Textfiguren

MORPHOLOGICAL LABORATORY, GREEN SCHOOL OF SCIENCE,

RIMORTON, N. J...



JENAN KING.

Verlag von Gustav Fischer 1911 Alle Rechte vorbehalten.

YTIOMEVINU YMARRILI L.M.MOTEOMRA

## Inhaltsübersicht.

Erstes und zweites Heft.										
AWERINZEW, S. u. K. FERMOR: Studien über parasitische Protozoen. Zur Frage	Seite									
über die Sporenbildung bei Glugea anomala. (Mit 7 Textfiguren).	1									
HADLEY, PHILIP B.: Eimeria avium: A morphological study. (Mit Tafel 1 u. 2)	7									
MOROFF, THEODOR: Untersuchungen über Coccidien. II. Klossia vitrina Mor.										
(Mit 30 Textfiguren)	51									
WHITMORE, EUGENE R.: Parasitäre und freilebende Amöben aus Manila und										
Saigon und ihre Beziehungen zur Dysenterie. (Mit 3 Textfiguren)	71									
—: Studien über Kulturamöben aus Manila. (Mit Tafel 3 u. 4)	81									
PROWAZEK, S. v.: Zur Kenntnis der Flagellaten des Darmtraktus. (Mit 16 Text-										
figuren)	96									
Hölling, A.: Vergleichende Untersuchungen über Spirochäten und Spirillen.										
(Mit Tafel 5-8)	101									
BORGERT, A.: Fremdkörperskelete bei tripyleen Radiolarien. Vierte Mitteilung										
über Tripyleen. (Mit 7 Textfiguren)	125									
HARTMANN, MAX: Über die Berechtigung der Flagellatenordnung "Binucleata"										
und der Gattung "Prowazekia"	141									
DAKIN, W. J.: Notes on a new Coccidian (Merocystis kathae n. gen. et sp.)	• • •									
occurring in the Renal Organ of the Whelk. (Mit 14 Textfiguren)	145									
Field, H. H.: Protozoenliteratur	154									
HARTMANN, M.: Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung										
für die Zellenlehre. 54 S. mit 13 Abbild. Jena, G. Fischer, 1911										
(Jollos)	193									
CHATTON, E.: Essai sur la structure du noyau et la mitose chez les	100									
Amoebiens. Faits et théories. Arch. d. Zoolog. expérim. Série V										
t. 5 p. 267-337 (Jollos)	195									
HARTMANN, M. u. CHAGAS, C.: Über die Kernteilung von Amoeba hyalina										
Dang. Memorias do Instituto Oswaldo Cruz. T. 2 p. 159-167										
(Jollos)	196									
CHAGAS, C.: Cytologische Studien über Adelea hartmanni, ein neues										
Coccidium aus dem Darme von Dysdercus ruficollis L. Memorias										
do Instituto Oswaldo Cruz. T. 1 p. 168-185 (Jollos)	196									
Fantham, H. B. and Thomson, J. G.: Enumerative Studies on Trypanosoma										
gambiense and Trypanosoma rhodesiense in Rats, Guinea-pigs,										
and Rabbits; Periodic Variations disclosed. (Preliminary Note.)										
Proc. Roy. Soc. London B. Vol. 83, 1911, p. 206-211 (Nägler)	197									
ARC (P)										

DEC 21 1911 280061 Digitized by Google

	Seite
FANTHAM, H. B. and STEPHAN, J. W. W.: On the peculiar Morphology of a	
Trypanosome from a case of sleeping-sickness and the possibility	
of its being a new species (Tr. rhodesiense). Ann. Trop. Med.	
Parasit. Liverpool, IV, No. 3, 1910, p. 343-350, pl. XXII (Nägler)	197
FANTHAM, H. B.: The Life-History of Trypanosoma gambiense and Try-	
panosoma rhodesiense as seen in Rats and Guinea-pigs. Proc.	
Roy. Sci. B. Vol. 83, 1911, p. 212—227, pl. 15 (Nägler)	198
1603. Sel. D. Vol. Sel, 1911, p. 212—221, pl. 10 (NAGLER)	190
Drittes Heft.	
AWERINZEW, S.: Studien über parasitische Protozoen. VII. Über Sporenbildung	
bei Myxidium sp. aus der Gallenblase von Cottus scorpius. (Mit	
	100
7 Textfiguren)	199
COGNETTI DE MARTIIS, LUIGI: Contributo alla conoscenza delle Monocistidee e	
dei loro fenomeni riproduttivi. (Mit Tafel 9 u. 10)	205
-: Descrizione d'una nuova Gregarina Policistidea parassita d'un Oligochete.	
(Mit Tafel 11)	247
GRUBER, KARL: Über eigenartige Körperformen von Amoeba proteus. (Mit	
4 Textfiguren)	253
	400
Nägler, Kurt: Studien über Protozoen aus einem Almtümpel. II. Parasitische	
Chytridiaceen in Euglena sanguinea. (Mit Tafel 12)	262
DOBELL, C. CLIFFORD: The Principles of Protistology	269
Jollos, Victor: Studien über parasitische Flagellaten. I. Monocercomonas	
cetoniae n. sp. (Mit Tafel 13)	311
Referate:	
AUERBACH, Dr. M.: Die Cnidosporidien (Myxosporidien, Actinomyxidien,	
Microsporidien). Eine monograpische Studie. 83 Fig. p. 1—258.	
Werner Klinkhardt, Leipzig. 1910 (Erdmann)	319
	313
Shiwago, P.: Der heutige Stand der Frage über die geschlechtlichen Vor-	
gänge der Myxo- und Microsporidien. Biol. Zeitschr. Bd. 2 Heft 1	
p. 1-24. Moskau 1911 (Erdmann)	321
AUERBACH, Dr. M.: Untersuchungen über Henneguya psorospermica Thél.	
Sonderabdruck aus dem 24. Band der Verhandlungen des Natur-	
wissenschaftlichen Vereins. Karlsruhe 1911, p. 3-25, mit 2 Taf.	
(ERDMANN)	323
-: Über unsere Kenntnisse über die geographische Verbreitung der Myxo-	520
sporidien. Zool. Jahrb. Bd. 30 Heft 5 p. 471-494. Karlsruhe 1911	007
(FRDMANN)	351

(Aus dem Zoologischen Laboratorium der Kaiserl. Akademie der Wissenschaft zu St. Petersburg.)

## Studien über parasitische Protozoen. Zur Frage über die Sporenbildung bei Glugea anomala.

Von

#### S. Awerinzew und K. Fermor.

(Hierzu 7 Textfiguren.)

Vor einiger Zeit hatten wir uns die Aufgabe gestellt, die Prozesse der Sporenbildung bei Glugea anomala zu verfolgen. Während eines Aufenthaltes auf der biologischen Station in Sebastopol gelang es einem von uns, recht zahlreiche Exemplare von Gasterosteus, welche mit diesem Parasiten infiziert waren, zu sammeln und sehr gut zu konservieren. Diese ergaben nun das Material zu vorliegender Arbeit.

Das Studium der Sporenbildung bei Glugea anomala stellte für uns ein Interesse aus zweierlei Gründen vor: erstens hatten wir die Absicht, durch eigene Beobachtungen die Fragen klarzustellen, welche von Mrazek hinsichtlich der vegetativen und Geschlechtskerne bei den Microsporidien berührt wurden (1910), zweitens lag es uns daran, einige Befunde betreffend der Sporenbildung bei Glugea für eine vergleichend embryologische Untersuchung verschiedener Cnidosporidien, welche einer von uns vorbereitet hatte, zu erhalten.

Vorläufig werden wir die Befunde, welche sich auf die letzte Frage beziehen, unberücksichtigt lassen und nur diejenigen in Betracht ziehen, welche die Ansichten MRAZEK's und die Arbeiten Stempell's 1) über die Entwicklung von Glugea (1904), berühren.

Digitized by Google

<sup>1)</sup> Cf. WOODCOCK, H. M., 1904.

Archiv für Protistenkunde. Bd. XXIII.

Unsere Beobachtungen veranlassen uns, wie wir es auch a priori annahmen, uns vollkommen den Ansichten von Stempell über den Bau von Glugea anomala anzuschließen; sämtliche Zweifel, die Mrazek hinsichtlich der Richtigkeit der Deutungen Stempell's der von ihm beobachteten Bilder ausgesprochen hat, scheinen uns nicht stichhaltig zu sein.

Es gelang uns jedoch nicht nur das zu sehen, was Stempell beobachtet hat, sondern auch teilweise seine Beobachtungen gleichsam zu vervollständigen.

Zunächst haben wir stets feststellen können, daß in den Fällen, wenn der Parasit eine beträchtliche Größe erreicht, einerlei ob er aus der Haut oder aus den inneren Organen entnommen worden

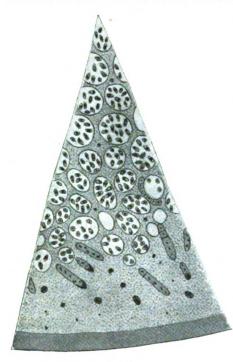


Fig. A.

ist, der von den reifen Sporen eingenommene Raum durch feinste plasmatische Scheidewände in eine Masse einzelner Kammern geteilt wird (Textfig. A).

Bei der Betrachtung einzelner Stellen der Schnitte mit starken Vergrößerungen sahen wir somit Bilder, die eine entfernte Ähnlichkeit z. B. mit Durchschnitten von *Thalassicola* in dem Stadium der Bildung der Anisosporen hatten (cf. Brandt, 1905).

In den Abbildungen von Stempell ist desgleichen sichtbar, daß die Sporen sich gleichsam in besonderen Vacuolen bilden (Fig. 15, 16, 21, 22, Taf. II); uns erscheint jedoch der Umstand besonders wichtig, daß diese Vacuolen

ihre Selbständigkeit bis zum Aufhören der Sporenbildung, bis zum Moment der Zerstörung der Cyste und des Austrittes der Sporen nach außen beibehalten; bloß die Wände dieser Kammern (Vacuolen) werden allmählich mit dem Wachstum der Cyste feiner.

Immerhin können wir vollständig die Beobachtungen Stempell's hinsichtlich des Vorhandenseins vegetativer Kerne oder der Kerne der eigenen Protoplasmamasse der Gesamtcyste von Glugea und der Kerne der Sporonten, gleichsam generativer Kerne bestätigen. Einige der von uns beobachteten Stadien ermöglichen es uns außerdem, die Beobachtungen Stempell's über Fälle einer sekundären Bildung der Sporonten und Sporen bei Zerstörung der ursprünglichen Hülle der Cyste zu bestätigen.

Hinsichtlich der Bildung der primären Sporonten haben wir folgendes beobachtet: In den recht großen Cysten, deren Inhalt aus einer großen Menge von mit Sporen angefüllten Vacuolen besteht, enthält das den Sporenwänden anliegende Protoplasma eine beträchtliche Anzahl von Kernen verschiedener Größe: bald relativ kleine, gleichsam kompakte, bald größere, stärker vacuolisierte. Die größeren Kerne geben nun den (Meronten) Sporonten den Ursprung, wie Stempell angibt; die kleineren Kerne bleiben entweder in Gestalt von echten vegetativen Kernen in den protoplasmatischen Wänden der die Sporen enthaltenden Vacuolen nach, oder aber degenerieren und zerfallen, oder schließlich geben den die Sporonten bildenden Kernen den Anfang.

Wir haben vollkommen deutlich sehen können, was Stempell bloß annahm, daß nämlich die Sporonten in toto von den großen Kernen gebildet werden, ohne wahrnehmbare Teilnahme des Protoplasmas der Cysten von Glugea.

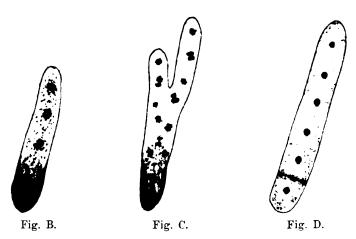
Die großen, viel Chromatin enthaltenden Kerne, die in der fast vacuolenfreien äußeren Protoplasmaschicht von Glugea liegen, nehmen allmählich an Größe zu, vorwiegend in irgendeiner Richtung. Sie wachsen hiermit in die Länge aus und nehmen Wurstform an (Textfig. A). Dieses Wachstum erfolgt gewöhnlich in der Richtung zu den zentralen Teilen der Cyste, wobei der Kern allmählich chromatinärmer wird; das Chromatin zerfällt alsdann in diesen wurstförmigen Gebilden in einzelne Abschnitte, welche den Sporonten den Ursprung geben. Das Wachstum des Kernes erfolgt in der Mehrzahl der Fälle von einem Ende aus, wobei das schmale Ende des wurstförmigen Gebildes vollkommen die typische Kernstruktur beibehält, während das entgegengesetzte Ende eine Protoplasmamasse mit Chromatineinschlüssen darstellt (Textfig. B, C). In diesen Gebilden gelingt es auch, die allmähliche Umwandlung der typischen Kernstruktur in die protoplasmatische wahrzunehmen.

In diesem Falle beobachten wir folglich etwas Ähnliches dem, was Bott von *Pelomyxa palustris* (1906) beschrieben hat, wo der ganze Gametenkörper, d. h. der Protoplasmaanteil sowie der Kern aus dem Kern der erwachsenen Amöbe entstehen.

Digitized by Google

Derartige wurstförmige Gebilde, wie wir sie hier beschreiben, welche alsdann den Sporonten den Ursprung geben, hat natürlich auch Stempell gesehen, wie es die Fig. 31 (Taf. III) beweist, wo sie unter der Bezeichnung vegetative Kerne abgebildet sind.

Bei dem allmählichen Längenwachstum der beschriebenen Gebilde nimmt der sie bildende Kernteil allmählich an Größe ab. Schließlich hört ihr Wachstum auf, worauf einzelne in die Länge ausgezogene Protoplasmagebilde mit eingestreuten, kleinen, dichten Chromatinteilchen angetroffen werden, die sich allmählich in neue



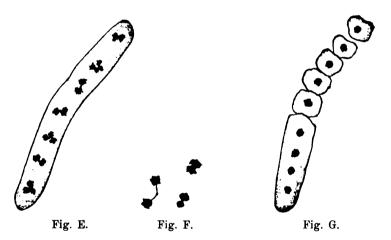
sekundäre Kerne — die Kerne der Sporonten — umwandeln. Hierbei erscheint allmählich um diese Kerne ein kleiner Hof, der absolut keinen Farbstoff annimmt und denselben die Struktur der sog. bläschenförmigen Kerne gewährt (Textfig. D). Die eigentlichen vegetativen Kerne von Glugea unterscheiden sich somit in beträchtlichem Maße von den Sporontenkernen: sie bleiben entweder im Verlaufe des ganzen Lebens als vegetative Kerne und degenerieren schließlich, oder aber sie geben sowohl dem Protoplasma als auch den Kernen der sog. Meronten, die sich späterhin in Sporonten umwandeln, den Ursprung. Die Kerne der letzteren sind jedoch durchaus nicht den vegetativen Kernen homolog.

Das Protoplasma der beschriebenen Meronten (der zukünftigen Sporonten) unterscheidet sich sowohl der Struktur nach als auch dem Verhalten zu Farbstoffen nach scharf von dem Protoplasma des eigentlichen vegetativen Körpers der Cyste von Glugea.

Um diese wurstförmigen Gebilde treten allmählich Hohlräume, die von Flüssigkeit angefüllt sind, auf, so daß sie entweder teilweise oder vollkommen innerhalb Vacuolen zu liegen kommen. In einigen Fällen liegen sie jedoch derartigen Vacuolen nur von einer Seite an.

Darauf folgt eine Teilung der Kerne in den wurstförmigen Gebilden. Diese Teilung erfolgt ebenso, wie die Teilung der Merontenkerne bei *Nosema bombycis* nach der Beschreibung von Stempell (1909) (Textfig. E, F).

Schließlich resultieren wurstförmige Gebilde mit einer wechselnden Zahl sehr kleiner Kerne, welche entweder in einer Reihe oder recht unregelmäßig an verschiedenen Stellen der betreffenden Gebilde angeordnet sind. Wir treffen hier somit dasselbe an, was bereits Stempell bei Nosema bombycis bei der Bildung der Meronten beobachtet hat: "Zuweilen kommt es auch vor, daß die Protoplasmateilung zunächst ganz unterbleibt und wurstförmige Parasiten entstehen, in denen ich bis 7 Kerne gezählt habe (1909, p. 304).



Des weiteren erfolgt im Protoplasma der beschriebenen wurstförmigen Gebilde eine Teilung derselben in einzelne Zellen, entsprechend der in ersteren enthaltenen Kerne (Textfig. G). Eine jede derartige Zelle gibt einem "Sporonten" den Ursprung, welcher sich allmählich in eine Spore umwandelt.

Hiermit ist es uns somit gelungen, erstens die Herkunft der Sporonten aus dem Kern festzustellen und zweitens darzutun, daß augenscheinlich kein großer Unterschied im Charakter der Sporenbildung zwischen zweien dermaßen verschiedenen Microsporidien wie Nosema und Glugea es sind, vorhanden ist. Glugea stellt gleichsam eine Kolonialform dar, bei welcher wir zur Zeit des Prozesses der Sporenbildung die Existenz einzelner Meronten, die den Meronten

von Nosema analog sind, beobachten. Bei der letzteren Form liegen die Meronten jedoch im Protoplasma der Zellen des Wirtes, bei Glugea dagegen im allmählich degenerierenden Protoplasma ihrer eigenen Cyste. Die einzelnen Vacuolen, welche sich um die Meronten (die allmählich den Sporonten den Ursprung geben und darauf den Sporen) bilden, bestätigen gleichsam die koloniale Natur von Glugea, was sich besonders in der Existenz derselben bis zum Schluß des vegetativen Lebens der Cyste kundgibt. Die weitere Entwicklung dieser Ansicht ist jedoch nur nach dem Studium der jüngsten Stadien von Glugea möglich, wozu Versuche einer künstlichen Infektion von Gasterosteus mit dem Parasiten erforderlich sind, die daher auch Gegenstand unserer weiteren Arbeiten sein sollen.

#### Literaturverzeichnis.

1906 Вотт, К.: Über die Fortpflanzung von Pelomyxa palustris. Arch. f. Protistenk.

1905 Brandt, K.: Beiträge zur Kenntnis der Colliden. Ibid. Bd. 6.

1910 MRÁZEK, AL.: Sporozoenstudien. Zur Auffassung der Myxocystiden. Ibid. Bd. 18.

1904 STEMPELL, W.: Über Nosema anomalum Monz. Ibid. Bd. 4.

1909 —: Über Nosema bombycis Nägeli. Ibid. Bd. 16.

1910 —: Zur Morphologie der Microsporidien. Zool. Anz. Bd. 35.

1904 Woodcock, H. M.: On Myxosporidia in Flat-fish. No. XII. Rep. for 1903, of the Lancashire Sea-fisheries Laboratory at the University of Liverpool.

Nachdruck verboten. Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Contribution No. 13 from the Division of Biology of the Rhode Island Agricultural Experiment Station, Kingston, R. I., U. S. A.)

## Eimeria avium: A morphological study.

Ву

Philip B. Hadley, assisted by Elizabeth E. Amison.

(With Plate 1 and 2.)

### Contents.

I.	Introduction	n a	nd	hist	orica	l ı	rést	ım	é												8
	Material, m																				
Ш.	The life cy	cle	of	the	cocc	idi	um	8.1	nd	the	i	nfe	ctio	us	pı	coc	ess				14
I۷.	Description	of	the	coc	cidit	ım															17
	1. The	m	atur	е су	/st																18
	2. The	sp	orol	olast	s.																21
	3. The	sp	oroz	oite	s.																24
	4. The	8C	hizo	nts								•									25
	5. The	m	eroz	oite	8.																26
	6. The	m	acro	gan	ietes																32
	7. The	m	icro	gam	etocy	yte	s														39
	8. The																				
V.	Conclusion																				
	Literature																				
VII.	Description	of	Pla	tes																	49

#### I. Introduction and historical résumé.

The researches of Cole and Hadley (1908, 1910) have shown the relation of a species of coccidium to a wide-spread and highly infectious disease of turkeys and other poultry, and those of Morse (1908) and of HADLEY (1909) have shown the relation of the same coccidium 1) to a fatal disease of young fowl, commonly known among poultrymen as "white diarrhea". The coccidium in question is probably identical with that described for poultry by EIMER (1870). RIVOLTA (1878), PODWYSSOZKI (1890), ECKHART (1903) and numerous other writers, and mentioned in several works on pathogenic protozoa under the head of Coccidium avium or Coccidium tenellum. Although next to the rabbit coccidium, this coccidium of poultry is probably the most commonly known parasite, there appears to have been published but few data bearing upon the morphology of organism. In connection with the practical handling of coccidiosis in poultry, a disease which each succeeding year is causing an increasing loss to the poultry industry of the United States, it was believed that no definite and permanently effective steps could be taken in preventing, or in intelligently combatting, this malady until some knowledge was at hand regarding the morphology and biology of the causative organism, including its distribution, life in the soil of the poultry yard, natural tenacity of life, resistance to chemical and thermal stimuli, relation to other micro-organisms, and also its life-cycle, both within and outside of its natural hosts. It is the aim of this study, of which the present paper constitutes the first part, to introduce certain facts gained from a study of the coccidium in question, as found in cases of coccidiosis studied in the poultry department of the Rhode Island Agricultural Experiment Station, Kingston, R. I., U.S. A. Here, the wide-spread occurrence of coccidiosis in various species of birds which frequent the poultry yards, and in many other wild birds as well (HADLEY 1910), has afforded an excellent opportunity for this work, and for gaining from supplementary laboratory experiments, a concise knowledge of the causative organism.

Historical résumé. — Coccidia were first observed by HAKE (1839) in the liver of the rabbit, although he did not recognize their true nature. The relation between these forms and the Psorosperms

<sup>1)</sup> Called by Morse (op. cit.) and others Coccidium tenellum.

of Johannes Müller and Retzius (1842) was recognized by Remak in 1845. Little more was learned regarding their nature until 1879 when Leukart, as a result of his study of the rabbit coccidium, separated them from the Myxosporida, and, giving them the name Coccidia, placed them with the Sporozoa.

Most of the early work upon the coccidia was confined to observations of the occysts, and it was many years before other stages of development were discovered. In fact, although the formation of sporoblasts was observed by Kaufmann as early as 1847, the sporozoites were not discovered until 1884 when Balbiani first found them in material from the rabbit. The first comprehensive revision of the previous work on coccidia was published by A. I. Schneider (1881). In this work Schneider distinguished between the Monosporidia, the Oligosporidia and the Polysporidia. The first group was characterized by having a single spore-containing body, the second by having two spore-containing bodies; and the third by having more than two. Into this system Schneider brought all the forms of coccidia which were known at that time.

This method of classification soon met with opposition. In 1890, R. Pfeiffer (1890) observed that in the coccidium of the rabbit there occurred a form which gave rise directly to small spores (the merozoites). These "merozoite-cysts" were analogous to Schneider's group of Monosporidia, and seemed to indicate that there might be a kind of dimorphism in the rabbit coccidium. This afterward proved a discovery of the greatest importance, but was contested by Schneider who could not accept Pfeiffer's conception of the indentity of the Monosporidia with one of the dimorphic forms of the rabbit coccidium (the merozoite-cyst). The following year, however, R. Pfeiffer (1891) confirmed the discovery of R. Pfeiffer and consequently inferred that Schneider's Monosporidia were only one form of reproduction of the coccidium, the other form of reproduction being by means of sporoblasts. L. Pfeiffer was also the first to distinguish between auto-infection, and extra-infection, and thus further extended the theory of dimorphism which was already winning greater favor. Labbé (1896), however, while admitting the simultaneous occurrence of both forms in the same organism believed they were distinct, and explained the condition on the basis of a double infection. Labbé also modified Schneider's original classification as follows: He separated all coccidia into the Oligoplastids, and the Polyplastids. The former were analogous to the Oligosporidia of Schneider. The Polyplastids, however, he divided into the genera *Eimeria*, or coccidia which formed the sporoblasts, and the *Pfeifferia*, which divided into sporozoites directly. Of these last two genera, the former was equivalent to Schneider's Polysporidia, while the latter were analogous to Schneider's Monosporidia.

The two views remained in opposition until 1897 when Simond (1897) performed an experiment which threw new light upon the controversy. Simond secured six young rabbits which he fed from birth, upon sterile milk. To one of them he fed rabbit coccidia by mixing them with milk. This rabbit, so fed, sickened in eight days and was killed on the eleventh. In the intestines were found both the Eimeria and Pfeifferia forms of Labbe. These observations of Simond threw more discredit upon the view of Schneider, while they, at the same time, furnished new evidence for the theory of dimorphism first enunciated by Pfeiffer (op. cit.). From this time on, evidence for the existence of two methods of development was extended by Schuberg, Podwyssozki, Schaudinn, Siedlecki, and others, to other coccidia, and soon the theory of dimorphism, as now understood in the development of the merozoites and the sporozoites, gained general acceptance.

Although in the last twenty years many new species of coccidia have been discovered in many different species of animals, the coccidium of the rabbit, which was the first known, has remained the favorite subject of investigation, and careful observations have been made by Metzner (1903), and by Wasielewski (1904). The latter writer has given us the fullest account yet published of the life history of *Eimeria stiedae*.

Although the common coccidium of poultry has likewise been known for many years, there has not been, so far as the writer knows any publication dealing, in a complete way, with either the morphology or the biology of this organism. The descriptions which exist are for the most part fragmentary. The first mention of coccidia as a pathogenic agent in birds was made by Eimer (1870) who saw the so-called "Psorospermien" in the intestines of sparrows and fowls. Eimer, however, made no observation on the morphology or development. The next references to coccidia in fowls was made by Rivolta and Silvestrini (1873), and again subsequently by Rivolta in 1878. Rivolta had observed in the submucosa of the intestines of dead fowls, white points the size of a poppy seed. These small sacs, which had a diameter of 40  $\mu$  to 80  $\mu$  enclosed a multitude of "navicelles" appearing like encapsulated gregarines,

having a length of 11,4  $\mu$  to 14  $\mu$ . Already in 1869 Rivolta (1869) had also observed in animals certain "psorosperms", and although Eimer (op. cit.) had suggested that the "gregarines" might develop into the "psorosperms", Rivota in his 1878 publication preferred to conclude that the two forms were distinct. This was because, first, the psorosperms were in epithelial cells, while the "gregarines" were in the submucosa; second, psorospermosis might be present without gregarinosis; third, crows might be affected with gregarines without manifesting psorospermosis. Rivolta left no record of the morphology of the elements described, aside from a brief verbal description.

Practically no further studies were made upon the coccidia of poultry until the work of RAILLET and LUCET. These writers (1890) describe an epidemic among geese, in which the epithelium of the uriniferous tubules was attacked by coccidia somewhat resembling Eimeria stiedae (Coccidium oviforme) of the rabbit's liver. These coccidia were however smaller and more round. The size is given as 20  $\mu$ to 22  $\mu$  by 13  $\mu$  to 16  $\mu$ . The encysted coccidia are also described. In a subsequent communication RAILLIET and LUCET (1890 b) mention Coccidium tenellum in fowls. This form is described as having poles which are equally round. The average size is given as 21  $\mu$  to 25  $\mu$  by 17  $\mu$  to 19  $\mu$ . All of the work of Railliet and Lucet on coccidiosis centers especially about the pathological features of the disease produced by the organisms, and very little detail is presented on the morphology of the organisms. It can scarcely be doubted, however, that the organisms observed by these writers in geese and in fowls, are identical with the coccidium which forms the subject of the present study, and which will here be called Eimeria avium.

Since the publication mentioned above, the coccidia have been mentioned from time to time by writers 1) who were interested primarily in the clinical features of coccidiosis, and practically nothing was added to our concise knowledge of the morphology of the organism until Cole and Hadley (1910) published a brief outline of the morphological features which characterized the coccidium found in poultry and wild birds in the United States.

¹) See Podwyssozki (1890), Mac Fadyean (1894, 1894 a), Eckhart (1903), Morse (1908).

## II. Material, Methods and Technique.

Material. — The material used in the present investigation came from cases of coccidiosis occurring in the eastern part of the United States. The greater amount, however, was from birds in the poultry yards of the Rhode Island Agricultural Experiment Station at Kingston, Rhode Island, where, for many years, coccidiosis has been prevalent. Some cases from which valuable material was obtained were typical cases of blackhead in turkeys, both young and old. In other instances the material was obtained from cases of intestinal coccidiosis in fowls, or from cases of coccidial "white diarrhea" of chicks, while still other specimens came from coccidial lesions in geese, ducks, pheasants, guinea fowl, pigeons, quail, grouse, woodcock, thrushes, juncoes, sparrows, and other wild birds. In all these birds the lesions may sometimes be observed macroscopically, although in the majority of instances, coccidiosis may be present in chronic form with no apparent macroscopic lesion.

In the majority of cases the coccidia were isolated from the ceca, the intestines, or the duodenum. In several instances, however, they were obtained from the bile-duct, gizzard, proventriculus, mucous membranes of throat, cloaca, and from the excrement of birds affected with the disease in either acute or chronic form. During the course of the investigation the coccidia were studied in fresh preparations, in smears, and in sections. In all cases great value was attached to an examination of the same material at least by two, and if possible by all three methods. It may be said that this is the only procedure by which the relation of different histological elements to one another may be clearly ascertained, and misinterpretations avoided.

Fresh material was examined by placing it, together with a drop of serum, body fluid, or normal salt solution, upon a clean slide and imposing a cover glass which was gently pressed down. After the examination of such preparations, smears, or spreads were often made from them by pushing the cover glass across the slide. Before drying, these smears were fixed either in methyl alcohol, for staining by a rose-anilin-violet and methyl blue (van Gieson) method, or in absolute alcohol for staining by the Romanowsky method.

Material to be sectioned was fixed in Doflein's corrosive-aceticalcohol fixative, Zenker's fluid, or Petrunkevitch's fixing medium. Generally speaking, Doflein's medium gave the most satisfactory results. The sections were cut in paraffin, 3  $\mu$  to 12  $\mu$  in thickness.

The staining may be considered under the head of first, smears, then sections. The most satisfactory results in staining various stages of coccidia present in the smears, was found to be Romanowsky's malarial stain.<sup>1</sup>)

The van Gieson stain was also used with good effect, especially as a rough method for first detecting the presence of coccidia in the tissues. It gives, however, only slight differentiation of nuclear substance.<sup>2</sup>)

The principle stains used for the sections were Delafield's haematoxylin and eosin, iron haematoxylin and eosin, methylene blue and eosin. The first two gave good nuclear differentiation, but because of better differentiation of the tissue elements, the first proved rather more satisfactory. Long staining (24 hours) in a very weak haematoxylin (1 cc stain to 200 cc of water), with liberal use of acid alcohol in decolorizing, gave the best results. By this method the coccidia stain pink or lavender, with dark blue nuclei, while the nuclei of the tissue cells stain blue. Different staining methods are required to show to best advantage different stages of the coccidia. For instance, the merozoites can seldom be seen well in sections stained with haematoxylin and eosin, but are beautifully shown in smear preparations stained by the Romanowsky method.

Since all of the stages of development of the coccidia are seldom to be seen in a single case, it is necessary to make the best use of such stages as each case offers, and to wait patiently for others which shall contain other desirable elements. The schizont stage



<sup>1)</sup> The method of using this stain for coccidia has been given elsewhere (Hadley 1909a) but may be briefly stated as follows: the slides, after removal from the absolute alcohol are dried in air, then placed face downward in a shallow glass dish the bottom of which has been flooded with the stain. This has given the best results when prepared as follows: Mix sixteen to twenty drops of Romanowsky's solution No. 1 with 10 cc of solution No. 2. The precipitate which forms is no hinderance to staining. Staining should be continued for 15 to 20 minutes, or until the nuclear elements stand out in clear reddish purple.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>) This stain was used as follows: To 10 cc of distilled water add 2 drops of a saturated alcoholic  $(95\,^{\circ})_{0}$  solution of rose anilin violet, and 10 drops of a 50 per cent aqueous solution (saturated solution diluted one half) of methylene blue. When the smears are dry, after immersion in methyl alcohol, the slides are flooded with the stain and gently heated over a free flame until steam arises; where-upon the stain is poured off, and the slides are washed in water, dried by compression with filter paper, then in air, and examined directly in oil without use of a cover glass unless permanent mounts are desired.

of the organism is found commonly. Good representations of the mature macrogametocytes and microgametocytes, in large numbers, are less often met with, and usually not more than one in twenty-five cases show the merozoites, or the merozoite cysts to advantage. The birds usually live through the height of merozoite formation.

The cysts, in the early stages of development, are so common that they can be studied without difficulty in fresh preparations. Since, however, the later stages, involving the division into sporoblasts, are seldom, if ever, met with in the birds themselves, it is in all cases necessary to keep these in some condition in which their development may continue. Abnormal development frequently occurs in putrifying solutions. The best results were obtained by placing the cyst-containing material into Petri dishes or stender dishes, and covering it with a 5 per cent aqueous solution of potassium bichromate. In this medium the cysts will develop normally, and may be removed, from time to time, to watch the course of sporulation. When sporozoites are fully developed within the sporoblasts, the latter may be crushed, by pressure of the cover glass, and the sporozoites are left free for observation, or for staining by the iron-haematoxylin method.

## III. The life cycle of the coccidium and the infective process.

The life cycle of most species of the Tetrasporocystidae. is, in all probability very much the same, and has been described by other writers. In all cases of coccidial enteritis of poultry the disease is initiated by the ingestion, with the food or water, of a variable number of adult cysts (Pl. 1, Fig. 1), or cysts in which the sporulation has already commenced, as shown by the presence of the sporoblasts within the cysts (Figs. 4, 5, 6). Although the occasional infection of the mucous membrane of the mouth, throat, crop and proventriculus indicates that, under certain conditions, the cysts may sporulate before reaching the small intestines, in the majority of cases there is no general liberation of sporozoites before the cysts have reached the duodenum, and the thick cyst-wall has been acted upon and softened by the ferments or enzymes poured into the duodenal flexures from the pancreas, which lies between them. It is possible that in many cases, although a softening of the cyst wall occurs in the duodenum, the liberation of the sporo-

zoites does not take place until the cysts have reached the lower part of the small intestine, or more often, the ceca, in which the cysts may be retained for many days before they are passed on, and finally out of the intesinal tract; and it is probably due to the long retention of the cysts in the cecal pouches that the ceca are so frequently the original point of attack by the coccidia; and, in the case of the turkey, at least, usually show the first observable lesions. The duodenum and upper segment of the small intestine is more frequently involved in fowls, while, in the turkey, the ceca only are more often attached. The reason for this difference is not clear, although it may be due to the fact that sporulation is more rapid (though followed by a smaller number of actual infections) in the fowl than in the turkey. The reason for this, in turn, may lie in a difference in the character of the pancreatic fluids in the two species, and in their phisiological action upon the cyst wall, or upon the coccidia themselves.

However this may be, when the sporozoites have been liberated, they at once penetrate the nearest epithelial cells, and, within the cells, usually at the base, growing at the expence of the cell-contents, develop rapidly into schizonts (Pl. 1, Figs. 16—20). After a period of growth these manifest a division of the nucleus, which marks the beginning of the formation of the merozoites. These develop slowly, with their anterior ends imbedded in the "Restkörper" or residual body, until the merozoite cyst breaks down and liberates the merozoites, either in the tissues of the mucosa or in the cecal or intestinal content. If the former, there results a growth of the coccidial lesion at or near the original point of infection; if the latter, the infection is spread perhaps to adjacent, perhaps to remote, regions of the epithelium or, perhaps, mucosa.

There is another point of interest in the present connection regarding the location of the coccidia when they have invaded the mucosa. Coccidia have usually been considered as parasites of the epithelial cells exclusively. The work of Cole and Hadley (op. cit.) demonstrated, however, that they were to found not only in endothelial cells, but also between these cells in the connective-tissue spaces. The large merozoite-cysts ordinarily develop in the mucosa, sometimes within the host cells, but more frequently not. How it happens that these stages of coccidium are found, as a rule, beneath the epithelium is a matter not well understood. Although it does not lie within the province of this paper to discuss matters appertaining to the pathology of coccidiosis (a subject which

will be dealt with in a subsequent communication), it may be stated here that in the coccidiosis of poultry there appears to be no safe ground for assuming that the presence of coccidia beneath the epithelium is evidence for a protective reaction on the part of the host animal, as assumed by Theobald Smith (1910) for coccidiosis in the rabbit.

The schizogonous, endogenous, or auto-infective cycle, which has been discussed in the above paragraph, continues for a variable length of time before the merozoites, instead of all devoloping into more schizonts, begin to form sexual products, the macrogametes and the microgametocytes. As explained by Schaudinn (1902) for Cyclospora carolitca, the development of the sexual products and the subsequent emptying-out of the epithelial cells, may mark, in a certain number of cases, the crisis of the disease. It happens very frequently, however, that the endogenous and the exogenous cycles may be in effect at the same, time and in consequence the same area, or occasionally even the same cell, may contain three stages of the coccidia, schizont, macrogamete and microgametocyte. condition can be explained only on the hypothesis that all the merozoites do not simultaneously form the sexual elements, but that some of them continue their course in the endogenous cycle. cause of the schange from schizogony to sporogony has not yet been determined. That it is not, however, dependent upon differences in available food has been shown by Wasieliwski (1904) who reports finding three stages of Eimeria stiedae in a single epithelial cell in the rabbit; and this view is supported by the observation of the writer for the case of the coccidium in the turkey and in fowls.

When there exists an especially intense schizogonous development at any one point, this results, as has been shown, in an inflammation of the cecal or intestinal walls. Other intestinal parasites often take part in this process. In some cases, however, the cysts may have been formed for a long while, and the bird so affected is, therefore, a constant menace to others in the flock, because the mature cysts are constantly being liberated in its excrement.

The post mortem examination of large number of fowls dead of coccidiosis has shown that the duodenum is often the point of origin of the mature cysts which are found, later in the course of the disease, in the cecal tubes and lower intestine. In the epithelial cells of the duodenum of the majority of birds affected with coccidiosis may be found, at some stage in the disease, a variable number of micro- and macrogametocytes, oöcytes, and immature cysts. These

occur both in the cells that are still attached to the villi, and free in the lumen of the crypts; also in the main canal, into which they have fallen from the epithelial cells or from the adjoining connectivetissue spaces which originally contained them.

After the cysts have been formed within the epithelial cells and liberated from them, unless they are imprisoned by the consolidation of the area, they pass into the intestinal canal and are sooner or later eliminated. Just how long, after their formation the cysts are liberated from the body it is impossible to say. The experiments of the writer, however, in connection with artificial inoculation of young chicks by feeding cyst-containing material, show that cysts which are ingested may remain somewhere in the alimentary tract for at least ten days. Cysts which are formed in the ceca or duodenum of a bird probably may remain at least as long a time in the same bird but always without sporulation. In no instance has the writer observed a case which made it appear that the cysts developed and sporulated in the bird in which they had their origin, although Wasieliwski (op. cit) reports having observed this phenomenon in the rabbit. Morse (1908) suggest it for young chicks, and TYZZER (1910) has reported the same phenomenon for Cryptosporidium muris of the mouse. They were never seen by the writer to advance in their development beyond the stage shown in Plate 1, Fig. 1, in which stage, if not earlier, they are liberated from the infected bird.

The preceeding details are sufficient to acquaint the reader briefly with the pathological conditions in the midst of which the coccidium in question was found and, for the most part, studied.

## IV. Description of the coccidium.

The present section deals exclusively with the morphology and development of the coccidium. Data regarding the biological and physiological studies will appear in the forth-coming second part of this work. Since the mature encysted stage marks the beginning of sporogony, as well as the end of the exogenous cycle, the description of the various stages of the coccidium will begin with that of the mature cyst.

Digitized by Google

### 1. The mature cyst.

- 1. Shape. The shape of the mature cysts (occysts), taken from the ceca or intestines of many different species of birds, and representing approximately the same stage of development, was usually elliptical or egg-shaped. In certain cases they appear round, although it is probable that this appearance is produced by the cysts presenting an end view. The relation of the two diameters 1) of the cysts may vary within a wide latitude. Too high an index. as result of the pressure of the cover glass must, however, be guarded against. This may be done by mounting the cover glass upon wax feet. The exact limits of variation in the shape-index were 0,476 and 0,949. The average shape index for all cysts from all species of birds examined was 0.666. In certain cases the appearance of possessing great length may be brought about by the fact that the cysts, especially young ones, are still partly enclosed within epithelial cells the cytoplasm and nucleus of which is gathered at one pole of the cyst proper. It was not observed that any permanent difference in shape-index existed in different species of birds, except in the instance of the coccidia from sharp-tailled grouse. Here the average shape-index was 0,566, similar to that often found in the rabbit coccidium, Eimeria stiedae.
- 2. Size. The variation in the size of the mature cysts from different birds, and occasionally from the same bird, may be very marked. The average size of all cysts from different species of birds was 14  $\mu$  by 21  $\mu$ . The largest cyst found came from the duodenum of a two-month-old chick; and measured 38,28  $\mu$  by 29,04  $\mu$ , thus having an index of 0,758. In one of the largest cysts the wall was 0.9  $\mu$  in tickness, and the nucleus measured 9,3  $\mu$  in diameter. The smallest cyst observed came from the ceca of a turkey suffering from blackhead, and measured 10,5  $\mu$  by 9  $\mu$ , thus having an index of 0,857.

In the rabbits kept at the poultry plant of the Experiment Station several were found to harbor coccidia. From these, the average size of the cysts was  $28,65 \mu$  by  $18,1 \mu$ . The largest cyst obtained from the intestines of a rabbit, which died of coccidiosis,



<sup>&</sup>lt;sup>1)</sup> For convenience in making reference to the size of the cysts the term, shape-index has been introduced. The shape-index of a cyst is the result obtained by dividing the breadth by the length. For illustration: if a cyst measured 22  $\mu$  by 16  $\mu$  we would have index. Index =  $\frac{16}{22}$  = 0.727.

was 39.3  $\mu \times 24.2 \mu$  giving a shape-index of 0,615  $\mu$ . As a rule the shape-index of the cysts from rabbits was smaller than the shape-index of the cysts from the grouse mentioned above.

3. The cyst wall. — The mature encysted stage of the coccidium is characterized by a definite wall which surrounds the soft cytoplasmic contents. This wall appears, under the microscope, as double contoured; and, on the hypothesis that the distance of the two lines from each other, when in absolute focus, represents the thickness of the wall, it may be said that, in the mature stage. this wall varies in thickness between 0.4  $\mu$  and 0.9  $\mu$ . The thicker walls are usually found enclosing the larger cysts, as one would expect. The thickness varies with the development of the cyst, being much thinner, just before and after the period of maturity. The wall possesses also a marked rigidity, although it is somewhat more elastic in the earlier stages. This fact can be observed by examining the cysts while under pressure, and also from sections of material containing the mature cysts. The wall of the mature cyst is perfectly transparent and quite imperforate except for the micropyle which is present at or near one pole. This micropyle is usually plugged with a small cone-shaped remnant of the cytoplasm, which projects slightly into the cyst cavity, but not outside. The structure of the micropyle area can be seen most clearly in cysts which are either ready to release sporozoites (or sporoblasts) or in those which have failed to develop into sporoblasts, and are beginning to degenerate. Here the end of the cyst possessing the micropyle is the first to soften and appears microscopically as a single line (Pl. 1, Fig. 32), as contrasted with the double contoured wall present in all other regions. It usually gives a truncated appearance 1) formed by the oval depression surrounding the micropyle.

Within the outer and heavier cyst wall, there sometimes appears an inner wall or membrane, which is more delicate. This was first described for *Eimeria stiedae* by Wasielewski (1904). This membrane, according to Wasielewski, folds around the sporoblasts during their formation. Other points regarding the origin, the changes in, and resistance of, the cyst wall at different times in the course of its development will be mentioned subsequently.

4. Cytoplasm and nucleus: The mature encysted coccidium, in contra-distinction to the preceeding, and also the subsequent,



<sup>1)</sup> Cysts presenting this appearance may be identical with the coccidium described by RAILLET and LUCET (1891) as C. truncatum.

stages is further characterized by having the cytoplasm gathered into a spherical mass, which occupies the central part of the cyst and has a diameter nearly equal to the shorter diameter of the inner space. The cytoplasmic portion is, at this time, distinctly granular, and frequently possesses a greenish vellow appearance. The nucleus appears as a large, pale, slightly pinkish body located in the center of the cytoplasmic sphere. The average diameter of this is about 5  $\mu$ , although a few as great as 9  $\mu$  in diameter have been observed. In unstained preparations the nuclear material of the mature cyst appears homogeneous. In stained preparation. however, it is evident that by no means all of this nuclear area consists of chromatic material, for the only part of it which takes the chromatin stains strongly is a small central sphere, the karvosome, the average diameter of which as about  $1 \mu$ . Surrounding this central body lies a broad zone, corresponding to the pinkish nucleus as it is observed in fresh preparations. In the case of hematoxylin-eosin staining, it is observed that the achromatic nuclear material frequently takes the eosin more strongly than does the surrounding cytoplasm. In some cases, although the clear zone surrounding the karvosome may be considered as achromatic, there may be found, a very small smount of chromatin, usually in fine The karvosome of the adult organism is invariably spherical, and appears to contain the greater amount of chromatic material, which is present in the nucleus, and which is dissipated again during those nuclear changes which precede the formation of sporoblasts.

Between the cytoplasmic ball and the wall of the mature cyst there is a homogeneous fluid in which the cytoplasm appears to float. It seems to be the residual substance left after the cytoplasmic granules have gathered at the center of the cyst. It shows no affinity for stains of any kind, and appears to have, as first suggested by Wasielewski (1904), a slightly gelatinous consistency.

5. Comparison of the cysts with those of *Eimeria stiedae*: Several hundred cysts taken by the writer from rabbits suffering from coccidiosis gave the following measurements:

```
Average size of cysts 32,41 \mu \times 21,63 \mu Maximum , , , 40,08 \mu \times 25,05 \mu Minimum , , , 21,71 \mu \times 15,03 \mu Average shape-index 0,632 Average thickness of wall 1,4 \mu Maximum , , , 2.5 \mu Minimum , , , 0,8 \mu.
```

These measurements show that the cysts of Eimeria stiedae were much larger than those of the present coccidium, that the average shape-index is less than that of the present coccidium, and that the wall is considerably thicker (see p. 19). Moreover, the cysts of Eimeria stiedae frequently present a yellowish appearance not usually to be observed in the blackhead coccidium. In Eimeria stiedae this is probably due to the presence of a thin yellow, protective membrane, which is apparently lacking in Eimeria avium. 1)

## 2. The sporoblasts.

1. Origin: The first observable changes in the adult cyst, which culminate in the formation of the sporoblasts, involve modifications in the nuclear material only. The first nuclear division is preceded by the appearance of a spindle which stretches nearly across the cytoplasmic ball. A rapid division of the nucleus follows, the details of which were not observed. Hardly have the four daughter nuclei separated from each other when, in each, the second division begins, without any corresponding change in the cytoplasm. The four daughter nuclei then draw apart, and take positions near the periphery of the ball (Pl. 1, Fig. 4). Just what the nature of the finer nuclear changes (that is, the behavior of the karyosome) during this process may be, cannot now be stated, since the cyst wall is, at this time, quite impervious to both fixing and staining fluids. In fresh preparations, only the large, pale, whole nucleus can be seen.

In each of the spherical sporoblasts, the large nuclear ball can be observed (Pl. 1, Fig. 7). This at once divides into two daughter nuclei which take a position near to each other (Fig. 8), but on opposite sides of the sporoblast. An elongation of the whole body now occurs, forming, at first, an oval and later a spindle-shaped body (Figs. 9, 10), definitely pointed at one end, but rounded at the other, as shown in Fig. 11. Along with this change in shape, there develops over the outside of the spindle-shaped sporoblast, a thick membrane, which is similar to that formed over the cyst. The presence of these two membranes has served thus far to prevent following the further nuclear changes within the sporoblasts, although the continued changes in the cytoplasmic material may be observed for some little time. These changes involve, first, the appearance,

<sup>1)</sup> See in this connection p. 19.

near each pole of the sporoblast, of a greenish higly refractile sphere. These spheres increase in size and later one can observe, projecting from them, the borders of the two long sporozoites, which lie opposite to each another, and longitudinally in the sporoblast (Fig. 9). Somewhat later, there can be observed in about the center of each sporozoite a pinkish fleck, which is the first observable sign of the nucleus.

2. The fully developed sporoblasts: These in contrast to earlier stages, which were roughly spherical, are spindle-shaped, with one end definitely pointed as shown in Plate 1, Fig. 11. Their position within the cyst wall has all possible variations, but in the majority of cases the pointed end is toward the center (Fig. 6). The average size of the sporoblasts is 12  $\mu$  by 7  $\mu$ . They are characterized by the striking appearance of the two greenish refractive bodies which are present, one at either end of the sporoblast. These represent the curved ends of the two sporozoites which have developed. and between which lies a flattened, oval body, the "Restkörper". The nuclei of the sporozoites may be observed in fully mature specimens as elongated oval and slightly pinkish areas situated at about the middle part. The sporoblasts, as also the cysts, are surrounded by a thick resistant wall, which, in many cases, continues to protect them even after they have been liberated from the cyst. This wall, like that of the cyst, is transparent and very resistant to staining reagents.

At the more pointed end of the spindle may be seen frequently a small spherical body, the "Stieda'sche Körperchen" (Pl. 1, Fig. 11). The size is usually less than 1.5  $\mu$ , but in sporoblasts which attain a length of 16  $\mu$ , the diameter of the Stieda'sche body may attain 2,65  $\mu$ . While this has been explained by some writers (c. f. Wasielewski 1904, p. 63) as the optical representation of a sort of sporoblast micropyle, this view is hardly tenable, and its true function is still little understood.

Whether or not, under natural conditions, the wall of the cyst or the wall of the sporoblast is ruptured first it is impossible to state definitely, but it is probable that both phenomena occur at about the same time; whereupon the sporozoites are thrown loose into the cecal or intestinal content. Wasielewski has described in detail the liberation of the sporozoites of *Eimeria stiedae*. These, according to that writer, are first liberated from the sporoblast and then make their way, by many squirmings, out of the cysts through the micropyle. In the examination of many cysts by the present writer, none have been found containing free, mature sporozoites

while many free sporoblasts have been observed outside the cysts. In fresh preparations the writer has observed the liberation of the sporoblasts through the micropole. In these instances the sporoblast shot out suddenly and remained lying about 20  $\mu$  away from the micropyle. The thin wall of the cyst at this end was apparently split slightly. The other sporoblasts remained lying in the cyst cavity in a slightly changed position. Other points dealing with the liberation of the sporoblasts will be discussed in the second section of this work dealing with the biology of the coccidium.

- 3. Abnormal spore-formation. Under certain conditions there may occur very wide departures from the normal process of spore-formation. Wasielewski (op. cit.) has already described several of these for *Eimeria stiedae*. It may be briefly said that the abnormalities in the present coccidium are, except for the presence of the "Restkörper", similar, and include the following variations from the normal: 1) the formation of only two sporoblasts; 2) the formation of eight sporoblasts and one residual body; 3) the formation of sporoblasts of different sizes and shapes; 5) the formation of parts of sporozoites directly out of the surface of malformed sporoblasts. Most of these forms undergo only a restricted development and then die.
- 4. Comparison with the sporoblasts of Eimeria stiedae. The average size of the sporoblasts of Eimeria stiedae, as ascertained by the writer, was  $15.6 \, \mu \times 9 \, \mu$ ; the maximum size was  $18.4 \, \mu \times 11.7 \, \mu$ . It thus appears that these are rather larger than those of Eimeria avium (12  $\mu \times 7 \, \mu$ ). It is to be observed also that the wall of the sporoblasts in the former instance is thicker. The "STIEDA'sche Körperchen" is observable in both forms; more seldom in Eimeria avium.
- 5. The "Restkörper". The presence or absence of a residual body, or "Restkörper", remaining after the sporoblasts have been formed, has been used by many writers as a criterion of the specific identy of coccidia. Doflein (1901) in his classification of the Coccidia, separates C. schubergi, C. falciforme, and C. salamandrae, which possess no Restkörper, from C. bigeminum, C. avium, and C. pfeifferi, which do possess a Restkörper. Eimeria stiedae (C. cuniculi), however, Labbé places in both groups, thus indicating that sometimes this organism may possess a residual body, and again it may not. This characteristic has been mentioned for Eimeria stiedae by Wasielewski (1904), who states, however, that a Restkörper

is present in the greater number of cases. Among other writers, some have described the "Restkörper" and some have not. From these circumstances it is apparent that the presence or absence of the residual body cannot always serve as a satisfactory criterion for the separation of species among the coccidia.

In the coccidium under consideration the residual body is seldom observed. When present it is seldom large, usually being composed of a few closely adhering granules, which almost never take the form of a ball showing granulations such as those observable in Eimeria stiedae. The fact that in all species of coccidia in which it is normally present, it can vary greatly in size suggests, however, that the presence or absence may be, in many cases, merely the expression of the results of differences in the nutritive conditions for the coccidia, existing in the host animal. The average size of the Restkörper of Eimeria stiedae, as ascertained by the writer was 7,7  $\mu$ . The maximum size was 11,7  $\mu$ , and the minimum 3,3  $\mu$ . Only about 8 percent of the cysts revealed no residual body. The shape was usually spherical and the texture coarsely granular. In Eimeria stiedae the occurrence of the residual body is much more frequent than in the coccidium under discussion. Its presence therefore has a certain value in differentiating these two forms.

# 3. The sporozoites.

The fact that the walls of the mature cysts are very resistant to all staining materials, yet tried, makes it exceedingly difficult to stain either the sporoblasts or the sporozoites while these are yet within the latter. For this reason, the evolution of the nuclear material is difficult to follow.

1. The mature sporozoites. After their liberation from the sporoblasts, the sporozoites appear as elongated, slightly curved bodies, pointed at the anterior end. The color of the cytoplasm is greenish, while the nucleus appears slightly pink. The cytoplasm has a granular texture and the nucleus lies in about the center of the sporozoite (Pl. 1, Figs. 12, 13). The average length of the newly liberated sporozoite is 10  $\mu$  to 14  $\mu$  while the breadth is 3  $\mu$  to 5  $\mu$ . In smears stained by the iron-hematoxylin method the average length is 12  $\mu$ . It thus appears that the sporozoites are longer than the sporoblasts and broader than the merozoites. They, moreover, seldom manifest the sickle shape, which is characteristic of the latter, and are more flattened dorso-ventrally, like a

Planarian. When mounted in normal saline solution or in serum, under a cover glass, they manifest a very slow gliding movement with no appreciable change of shape.

It is presumable that, under normal conditions, the sporozoites penetrate the epithelial cells soon after liberation from the sporoblasts. Here a rapide hange of shape occurs, in which the sporozoite becomes much fore-shortened and rounded. This change of shape within the epithelial cells has not been observed by the writer, but similar changes in shape occur in "cultures"; and here the development of the sporozoites has been followed through the changes in form shown in Pl. 1, Figs. 13-19; after this they die. The pointed anterior end is lost, and the form becomes, first roughly oval, then spherical. During this time, the nucleus changes in shape from long oval to spherical. No division of the nucleus has been observed by the writer before the sporozoite has penetrated the epithelial cell; and it appears that a certain period of growth of the sporozoite is necessary before the nuclear changes begin. This is in contra-distinction to the behavior of the merozoite nucleus, in which the division may begin even before the merozoite has assumed an intra-cellular position.

When the sporozoites described above are compared with those described by Metzner (1903) and by Wasielewski (1904) for Eimeria stiedae, it is observed that the sporozoites are shorter and broader than those of Eimeria stiedae, which, according to Wasielewski, measure 9  $\mu$  to 16  $\mu$ , and have a width of 3  $\mu$ . The sporozoites may be considered as the end products of the exogenous cycle. With them also the endogenous cycle has its beginning, and will now be described, starting with the schizonts.

#### 4. The schizonts.

Under the present heading will be described first those schizonts which result from the intra-cellular development of the sporozoites; and secondly, the asexual forms which result from the intra-cellular and extra-cellular growth of the merozoites. As has been stated above, the first generation of merozoites do not necessarily develop into the sexual elements, the gametocytes, but may form other schizonts which are in most respects, similar to those formed from the sporozoites. Just how long this endogenous cycle may continue without the intravention of the exogenous cycle it is difficult to say; but in no case observed by the writer have the sexual elements

been evolved sooner than ten days after the initiation of the infection. In some cases it appears that the schizogenous cycle may continue even after the exogenous cycle has been initiated and has come to an end.

Soon after the sporozoites have entered the cells, they may be seen as spherical cell-inclusions varying from  $6\mu$  to  $8\mu$  in diameter and, in stained preparations, manifesting a karyosome, surrounded by a large, pale nuclear halo (Pl. 1, Fig. 20). The texture is finely granular and shows no vacuoles. They are usually located at the base of the cell, not near the free surface as mentioned by Smith (1910) for *Eimeria stiedue*.

The schizonts stain readily, taking strongly (with the exception of the karyosome) the cytoplasmic stains, especially eosin. The karyosome stains deeply black with iron-haematoxylin, and dark blue with Delafield's hematoxylin. Around the karyosome can usually be seen the pale halo of the achromatic nuclear material. The nuclear division frequently begins by the time the schizont reaches a diameter of 6  $\mu$ , and continues in the manner to be described.

#### 5. The merozoites.

1. Origin. The eximination of a quantity of material in the form of both smear preparations and sections make it appear that there are two rather widely differing methods of merozoite formation. The first is more common, and has to do with the formation of a comparatively small number of merozoites, usually from six or eight to twenty within epithelial cells. The second method is more rare and has to do with the formation of an immense number of merozoites, in many cases several hundred in a single "merozoite cyst", frequently located in the mucosa.

As has been said, the nucleus of the sporozoite does not begin to divide until the organism has entered the epithelial cell. Hereupon the nucleus divides rapidly into eight or more daughter nuclei, which migrate to the periphery and assume a position in a ring in the outer layer. In many cases they appear to be imbedded in the outer surface of a spherical ball of cytoplasmic material (Pl. 2, Fig. 40) which, judging by its staining reaction, differs in its constitution from the plasm of the outer layer. It is often difficult to differentiate these daughter nuclei from chromatoid granules which sometimes lie about the outside of the schizont. The division of the cytoplasmic ball begins at the posterior end of the schizont

and extends gradually to the other, at which point the head-ends of the young merozoites are observed finally to be imbedded in a much reduced, spherical, or slightly flattened, residual body. measures usually about 4  $\mu$  to 6  $\mu$  in diameter. The body usually appears vacuolated after the separation of the merozoites. This is probably accomplished either by their own contractions within the "merozoite cyst", or by the peristaltic contractions of the intestinal musculature of the host animal. The appearance of the merozoites during the process of their formation is similar to that of a split orange, in which the separate segments begin to separate gradually at one pole, but are still united at the other (Pl. 2, Figs. 41, 42). In smears of material containing many "merozoite cysts", some of them can usually be observed in this condition, but others show only one or two merozoites imbedded in the residual body, while the other merozoites lie scattered about in the neighborhood. Immature merozoites are pictured in Pl. 2, Figs. 56-60.

The second type of merozoite formation involves the production of an immense number of merozoites (Pl. 2, Fig. 43). In this case the earlier stages were not observed, but the merozoites were almost fully formed within the cysts at the time of observation. In these cases the "cysts" usually lie in the submucosa, a point the significance of which will be discussed in a subsequent publication. While the smaller merozoite cysts were usually oval or spherical, the larger variety may be extremely irregular in outline. Some are oval or spherical, but others are elongated, hemispherical, kidney- or beanshaped. The average size is about 58  $\mu$  by 32  $\mu$ , although cysts 63 u were seen. The first type of merozoite cyst described has usually only one center of segmentation, and consequently one residual body. In exceptional cases two segmentation centers were observed (Pl. 2. Fig. 42). The second variety, on the other hand, has several. even as many as six or eight. Frequently three or four appear in a single 7-micra section through one side of the cyst. These segmentation centers are formed by a single ball of cytoplasm varying in diameter from 5  $\mu$  to 7  $\mu$ . They usually are seen to lie in the midst of a clear zone, or halo, which extends about 1 \mu beyond the central body. It is in the outer zone of this central ball, that the ends of the merozoites are imbedded. They apparently do not penetrate the central mass itself; its regular outline is unbroken (whether the body is inside the cyst, or without), after the liberation of the merozoites.

The location of the segmentation centers apparently determines

the direction or plane in which the longitudinal axes of the merozoites lie. Thus, in a single cross section through a large merozoite cyst, the merozoites may be separated into groups, each of which is characterized by having the longitudinal axes of the merozoites lying in a certain direction. Naturally, since some of the merozoites will be cut transversely, while others will be cut obliquely or longitudinally, the optical expression of the elements will have many forms. In many cases, if the transverse section of the merozoite has included the nucleus, all that is seen, is a small circle staining reddish, with a dark-staining center, the nucleus (or karyosome). The diameter of these elements is about 1,6  $\mu$  to 2  $\mu$ , thus indicating the breadth of the intra-cellular merozoites. The average length of those that appear fully developed and about to be liberated, is 9—10  $\mu$ . There is an apparent increase in size directly after liberation.

It is only in the still immature merozoite cysts that the regular arrangement about the segmentation centers described above can be observed. In older cysts a separation between the merozoites and the segmentation centers has usually occurred, with the result that the merozoites are more or less irregularly scattered about the interior of the "cyst". It is estimated that the large cysts contain from 200 to 350 merozoites.

In the division of the original mass of cytoplasm into several groups, thus forming as many segmentation centers for the developing merozoites, there exists a condition which is comparable, in a degree, to the division of the mass of reserve substance in the spore-formation of certain flagellates, especially *Trichomonas* (see Bensen, 1909) in the encysted stage. Possible this analogy will not bear too close scrutiny, but it is suggestive of a related process of multiplication existing between these two groups of protozoan organisms.

In closing this section it may be noted that, notwithstanding the great size of these merozoite cysts, in the tissues they are often to be observed inside the epithelial or endothelial cells which are stretched to accommodate the inclusion. The nucleus of the cell can sometimes be seen pressed to a crescent against the merozoite cyst. Multi-nucleated cells were frequently observed surrounding the parasites in the mucosa (see SMITH, 1910).

A comparison of the merozoite cysts just described with those of *Eimeria stiedae* described by Wasielewski (1904) shows several differences. The large "merozoite cysts" described by Wasielewski had a diameter of only 12  $\mu$  to 20  $\mu$ . The largest merozoite cysts observed by the writer were more than twice this length. The

smaller cysts appear to be about the same size in both cases, i. e. 8  $\mu$  to 10  $\mu$  in diameter. It cannot be said at this time whether the difference in the size of the merozoite cysts represents only a difference in the power of growth, determined perhaps by favorable or unfavorable nutritive conditions, or whether there is concerned some more fundamental difference. Since Jollos (1909) appears to have established difference in the merozoites of Adelea ovata, it is not impossible that further investigations may show that, in the two varieties of merozoites described above, there are merozoites which continue, on the one hand, the asexual cycle, and, on the other, the sexual development, since we know that these two processes frequently proceed together in narrowly restricted areas.

2. The mature merozoites. The mature merozoites appear in fresh preparations as long, slender, slightly curved bodies, showing very faint granulations near the posterior end. In several cases the average length of the merozoites so observed was  $10.5~\mu$  while the extreme size limits were  $9~\mu$  and  $14~\mu$ . These merozoites, when placed on warmed slides, sometimes manifested a slight squirming motion, in which the anterior end moved from side to side, and the whole body progressed slowly. It is quite possible that the merozoites described above were immature, since, in another case, the average size was about  $14~\mu$ , and the largest  $17~\mu$ .

A clearer picture of the merozoites was obtained from smears stained by the Romanowsky method. Here also the elements appeared as slender, sickle-shaped or slightly curved rods, which were more drawn out at the posterior end. In these stained preparations the average size of the merozoites was 1.7  $\mu$  by 9.5  $\mu$ . The extreme limits in breath were 1,3  $\mu$  and 3,1  $\mu$ , while the extreme limits of length were 7  $\mu$  and 16.7  $\mu$ . It thus appears that there is great variation in the size of the merozoites, and that the largest of them may be nearly twice as large as the smallest. The differences observed in the size of fresh and stained merozoites were probably due to the shrinkage consequent to fixation. It is possible, however, that there are present here two types of merozoites, the male elements and the female elements, as described by Jollos (1909) for Adelea ovata. Although there is some doubt on this point, the measurement of a large number of merozoites shows that there is a marked difference in shape and size. In view of the fact, however, that some of these differences appear to be determined by growth alone, there is as yet no basis in the present case for distinguishing male from female forms unless these are represented by the Figs. 46-50 in Pl. 2.

The inner structure of the merozoites is best shown in smears fixed in alcohol and stained by the Romanowsky method. Such preparations show the following points: 1) That the cytoplasm does not stain at all evenly, but that the posterior third or the posterior half stains reddish and most intensely. The more blunt anterior tip of the merozoite stains more bluish than the posterior part, but not so deeply. It is, however more deeply stained than the remainder of the anterior third of the merozoite, which immediately surrounds the nuclear material. This nuclear material stains deeply reddish purple with the Romanowsky stain. In freshly liberated merozoites it is usually ring shaped, less often solid, and the average size is  $2 \mu$  by 1.65  $\mu$ . Directly posterior to the nucleus is usually observed a single, spherical, dark-staining body 0,25  $\mu$  in diameter (Figs. 46, 47). Sometimes this body, which possibly represents the centrosome, is replaced by a group of small granules, some of which attain the size of 0.2  $\mu$  (Fig. 48). The position of this body, usually located about midway in the merozoite, marks the anterior limit of the darkstaining area occupying about the posterior half or third of the merozoite. Sometimes the line of demarkation is transverse and abrupt, but more often it is v-shaped, extending forward from the dark staining sphere to the lateral borders of the nucleus as shown in Pl. 2, Fig. 46. Occasionally there may be observed a second dark granule, about 0,22  $\mu$  in diameter, located in the anterior tip of the merozoite and surrounded by the more deeply-staining cytoplasm which occupies this region as shown in Fig. 47.

What may be the significance of this granule cannot be stated definitely at this time. It is true that it resembles the blepharoplast of certain flagellates, but it differs from this body in that, in the present instance, the single granule is often replaced by a group of granules. Its location would appear to preclude possible relation to flagella attachment unless it represents a rudimentary organ of phylogenetic significance. Tyzzer has described such a granule for the extra-cellular coccidium, Cryptosporidium muris of the gastric glands of the mouse, and suggests that the granule in that instance may be a structure concerned in the development of the organ of Since an analogous granule is present, however, in attachment. nearly all of the merozoites of Eimeria avium, an intra-cellular coccidium, it is again indicated that the granule either is not to be regarded as having a connection with the organ of attachment of Cryptosporidium, or that, in Eimeria avium, it is a heritage from an older phylogenic form. Assuming a possible flagellate ancestry for

certain members of the class Sporozoa, it is conceivable that the extra-cellular forms, such as *Cryptosporidium*, are older than the intra-cellular; and that both have inherited this now rudimentary organ from a still earlier flagellated race.

The main differences to be observed in the merozoites are concerned with the structure of the nucleus. When the freshly liberated merozoites still clustered about the residual body, are examined in smears stained by the Romanowsky method, the whole nuclear structure is frequently observed as a hollow ring, a semicircular disk, or some larger segment of a circle. The most common form is that shown in Fig. 51. Later in the development of the merozoite this hollow sphere, or ring-structure sometimes appears to be replaced by a more solidly staining body as shown in Fig. 46. This body is usually oval and appears to be slightly granular in texture. is probably a preliminary to the first nuclear division which soon follows. It is only by the iron-haematoxylin method that the karyosome, separated from the other nuclear material, can be observed most clearly. In slides prepared by either method, however, it can be seen that the chromatic substance divides first into two bars or rods, which may extend longitudinally or lie transversely in the merozoite (Fig. 47). Each of these rods of chromatin divide again and form four daughter karvosomes within the area occupied by the still apparently undivided nucleus (Fig. 48). Whether or not further divisions of the daughter karyosomes, or of the nucleus itself, follow previous to the invasion of an epithelial cell, cannot now be stated; but they have not been observed by the writer. Various stages in the process of division are delineated in Pl. 2. Figs. 46-54. Here also are shown merozoites which have apparently undergone a partial development before they were able to penetrate the epithelial cells (Figs. 52-54).

When the merozoites described above are compared with those of *Eimeria stiedae* as described by Wasielewski (op. cit.), several differences are apparent both in point of size and structure. The size of the merozoites of *Eimeria stiedae* are, according to Wasielewski,  $12~\mu$  to  $13~\mu$  in length and  $2~\mu$  to  $2.5~\mu$  in breadth. The writer has never observed fully matured merozoites, however, as small as  $5~\mu$  in length, as reported by Wasielewski. Immature forms as small as this are pictured in Pl. 2, Figs. 56-58. There is also a very marked difference in the shape of the merozoites. As described and shown by Wasielewski (op. cit.) the sharp pointed end of the merozoites is anterior, while the broader part of the

organism lies posteriorly. In the merozoite of the present coccidium, while the anterior end is pointed, the broadest part of the body of the merozoite lies anterior to the center (Pl. 2, Figs. 46—48). The posterior end becomes gradually attenuated. The examination of the nuclei of merozoites of *Eimeria stiedae* in smear preparation showed no sign of nuclear division into rods or four fragments as seen in the merozoites of *Eimeria avium*. It is possible, however, that they were not in the right stage.

# 6. The macrogametes.

1. Differentiation of the sexual forms. What factor starts the development of the sexual forms of the coccidium has not vet been determined. The only data that can be obtained from the observation of the life-histories of other sporozoa suggest that the change from the asexual to the sexual cycle is due to a definite necessity, which is imposed by the nature of the developing organism, and is not materially affected, at least to any great degree, by the conditions brought about by differences in location in the host animal, by consequent differences in nourishment, or by reactions (either serum or chemical) of the host. The best evidence for this hypothesis is the fact that, even in the same host-cell, three stages of development may frequently be found: namely, schizont, macrogamete, and microgametocyte. This evidence also controverts the view, which otherwise might gain some favor, that the different stages of development found in the same animal are due to the differences in the periods of infection, some having been earlier and some later. It must be admitted that when animals are so placed that many successive opportunities for infection are offered, the probability is greater that both the early and late stages of development of the coccidium would be found; but hardly in such close proximity that it could with justice be argued that a freshly liberated sporozoite had entered a cell in which a macrogamete and a microgametocyte were already developing. The view that, in such a case, the originally infecting elements entered the cell at approximately the same time, and probably from the same original group of merozoites, gains greater weight from the fact that the three cell-inclusions are apparently of the same age and manifest only such differences in size as might be ordinarily looked for in the three types mentioned. These considerations point strongly to the view that there are individual differences in the constitution of the merozoites coming from the same merozoite cyst, or different cysts; and that these differences determine whether the merozoites shall continue to form the products of the asexual cycle, or begin to form the sexual products, the macrogametes and microgametocytes.

In case the merozoites did carry such potential differences in the chromatic substance, as suggested above, it might be expected that such differences would also be apparent either in the form of the merozoites, or in the first nuclear changes which take place within them, even before the schizont stage has been reached. That such differences actually exist among the merozoites of some coccidia has been shown by Jollos (1909) for Adelea ovata, in which he was able to observe two distinct forms of the merozoites, each with characteristic nuclear changes. With reference to the present coccidium these differences, so far as observable, have been mentioned in more detail in the section on the merozoites.

But notwithstanding the fact that even in the same narrowly restricted location the coccidia may belong to either the sexual or the asexual cycle, and thus give evidence of having arisen from groups of merozoites having, individually, different nuclear constitutions, the fact is also to be observed that in the majority of cases, the same locations (and by this is meant a single crypt, or group of adjoining crypts) contain coccidia, the vast majority of which are in the same cycle of development, and approximately in the same stage. The fact that the same smear preparation may contain many different stages, does not controvert this view, since the original material for such a preparation necessarily covered a large area of diseased tissue (i. e. a large number of crypts). In support of the above view it may be shown that in a certain section of the duodenum, for instance, the coccidia are practically all macrogametes and microgametocytes; or that in a section of the cecum, nearly all the coccidia, in an area involving perhaps several broken-down crypts, are the merozoite cysts. In other cases nothing but the young schizonts are to be found over wide areas, and sometimes even in many slides.

2. The young macrogametes. As has been said in the section dealing with the schizonts, it is difficult to distinguish between the macrogametes, microgametocytes and asexual schizonts when these are represented by elements less than  $8 \mu$  in diameter. While the young asexual schizonts and the young microgametocytes show, upon the examination of fresh preparations, fine granulations, the young macrogametes remain for a certain period clear and

Digitized by Google

homogeneous in structure. At first, in fresh preparations, no sign of nucleus is observable, and all that can be seen of the cytoplasmic material is scattered granules of varying sizes. The coccidium at this stage is usually spherical or oval, a further sign of the plasticity of the protoplasmic content.

Usually by the time the macrogamete has assumed a size of  $8 \mu$  to  $12 \mu$  the protoplasm begins to take on the form of more definite granules, which appear first in the center of the sphere surrounding the large clear nucleus: this they render evident by throwing it into strong relief. Gradually the granules become larger and coarser, possibly through fusion of the smaller ones, until they may be seen occupying the whole area of the macrogamete; the larger ones tend to gather about the periphery. At this stage the diameter of the coccidium is usually 12  $\mu$  to 14  $\mu$  or greater, and in its center can be seen the large pale nucleus, which has an average diameter of 5  $\mu$ . As development proceeds the granules become still larger and show a more definite tendency to accumulate about the periphery of the coccidium, which now begins to assume an elipsoid shape. During all these changes the macrogamete may remain enclosed within the host-cell, whose nucleus can usually be observed, pressed to a crescent against one wall, while the cytoplasmic portion, with the exception of a few granules, has been absorbed by the growing coccidium. The macrogamete is more rarely found in the mucosa.

a) Nuclear changes. While the changes in the outer form of the coccidium have been progressing, there have also been occurring nuclear changes of apparent importance. These changes now to be described were observed in smears stained by the Romanowsky method. They appeared as peculiar modifications of the nuclear (or at least chromatic) material of young macrogametes, and involve apparent nuclear divisions in which the chromatic material frequently assumed the form of rings, crescents, strands, or loops. Some of these chromatic changes are pictured in Pl. 1, Figs. 21—27. All these pictures showed a definite organization of chromatic material which might possibly be interpreted as representing nuclear divisions. Although all the stages of such an assumed process were not observed, those which were seen suggest the following tentative explanation:

At a time when the cytoplasm assumes a strongly granular composition, the chromatic material which has gathered at the center of the sphere assumes the form of a ring and quickly divides (Pl. 1,

Fig. 21, 23 a, b) into daughter nuclei which are ring-shaped, or quickly assume this form. These daughter nuclei take positions diametrically opposite each other, and while one either undergoes disintegration, or divides again (Fig. 24b; Fig. 25b', b"), the other divides into two other elements similar to those first formed. of these maintains the ball-like form (Fig. 24a') while the other becomes more strandlike (Fig. 24 a"). The strand or ribbon-formation in both daughter nuclei gradually becomes less definite until it finally appears as if the nuclear material in these bodies was disintegrating. Several stages of this disintegration process could be observed. Finally, however, no further trace of the two daughter nuclei could be seen, while the third remained ball-shaped and distinct occupying a position either in the center, or slightly to one side, of the coccidium (Fig. 26). The last observable signs of the former nuclear elements were small chromatic granules scattered through the cytoplasm of the macrogamete. They were usually observed to occupy the spaces between the larger and more plastic food granules, where they sometimes seemed to fuse together to form larger granules. These chromatic elements are probably identical with what have usually been called the chromatoid granules (Pl. 2, Fig. 44).

Although, as has been stated above, there usually appear to arise only three daughter nuclei, one of which remains as the functioning nucleus of the macrogamete, there are sometimes present four nuclear bodies or their remnants (Pl. 1, Fig. 25). This condition is perhaps explainable on the ground that both the daughter nuclei, which result from the first division, divide again. In this case three of them appear to disintegrate, while one remains as the permanent functioning nucleus of the cells.

In view of some divergence of opinion regarding such changes in chromatic material such as those described above; the view of other investigators upon phenomena which are probably analogous to those mentioned may be briefly stated. Siedlecki (1899) was the first to describe for Adelea ovata extrusions of chromatic substance from the nucleus. This phenomenon occurred almost coincidently with the differentiation of the microgametocytes, and was called by him "épuration". Dobell (1907), however, who worked especially with the microgametes of Adelea, figured no such forms. Jollos (1909) was also unable to observe them in Adelea, and states that they certainly are not to be regarded as the equivalent of reducing divisions.

More recently Tyzzer (1910) has described for Cryptosporidium muris a peculiar chromatic material present in the macrogametes. This material, according to Tyzzer is scattered through the cell, becoming distinctly granular in chraracter. Subsequently this material appears to fuse into irregular masses of globules, some of which appear ring-shaped in stained preparations. Tyzzer believes that the behavior of this substance is not characteristic of degenerating chromatin, and concludes with the tentative assumption "that this material is of the nature of a specific granulation which is peculiar to this species".

Whether or not Adelea shows a true reducing division, or whether the chromatic material of Cryptosporidium is in reality nuclear substance, probably cannot be stated definitely at this time, although Tyzzer's observations strongly support the view that the material is not nuclear chromatin. The observations made by the writer on Eimeria avium, however, suggest that here at least, there sometimes occurs a thrusting-out of chromatic substance, and that the process is characterized by nuclear divisions. The whole series of changes apparently takes place very rapidly, and this may explain why they have been so seldom observed. In conclusion it should be said that, whether this "épuration" is a true reducing division or merely an extrusion of chromatic substance as believed by Jollos. can not be decided until further studies have been conducted. foregoing observations are, however, suggestive of the fact that the chromatic modifications observed in Adelea by Siedlecki, and in Eimeria avium by the present writer may be something more significant than irregularly occuring nuclear changes.

b) The granules. As has been stated, one of the most characteristic features of the macrogametes, whether they be observed in fresh preparations, in smears, or in sections, is the granules. These are of two sorts, the plastic food granules, and the so-called chromatoid granules, which have been referred to in the previous section. The two varieties may be differentiated from each other by their size and by their staining characteristics. Their position may be variable. The plastic food granules are much the larger. Their diameter may very between 1  $\mu$  and 3,5  $\mu$ . The size appears to be somewhat dependent upon the size of the macrogamete, and also upon its stage of development. The size is not constant for each individual. A characteristic picture of the granules as they appear in smear preparations and sections is shown in Pl. 1, Figs. 23—26. In the youngest macrogametes the plastic granules are altogether absent.

They appear first out of the cytoplasm and may then be scattered irregularly through it. As they increase in size and number, however, the larger granules assume a position about the periphery of the macrogamete where they may prevent observation of the nucleus which lies within, and where, later, they aid in the formation of the wall. In extreme cases, they produce slight bulgings from the otherwise evenly contoured walls of the coccidium and are highly refractive in fresh preparations. These plastic granules must be distinguished from the food granules of the host-cell, which are sometimes caught between the cell-wall and the parasitic inclusion. While, as has been said, the larger plastic granules of the macrogamete occupy the outer surface, the smaller granules are distributed throughout the interior (Figs. 25, 26). The shape of the granules is, in nearly all cases, spherical. In smears stained by the Roma-Nowsky method, and in sections stained by iron-hematoxylin and eosin, the plastic granules are in all cases colored a pink or magenta.

The chromatoid granules, as has been said, make their appearance soon after the disintegration of the nuclear matter arising from the assumed primary divisions of the nucleus. They are in most cases much smaller than the plastic food granules, their diameter being from 0.5 to 2  $\mu$ . Moreover, while the plastic granules were always spherical, the chromatoid granules are sometimes irregular and sometimes bar-shaped. This irregularity in size and shape of the internal granules prevents their being confused with the other nuclear elements which are to form the new generation of coccidia. There is often present, however, about the margin of the macrogametes (seen in sections) a ring of these chromatoid granules. These are frequently very regular both in size and arrangement, and are easily confused with the daughter nuclei of the developing merozoites. The chromatoid granules take the nuclear stains deeply, and when colored with hematoxylin, appear either dark blue or black depending upon the intensity of the stain. In some cases the plastic food granules predominate, while in others the number of chromatoid granules appears to be greater. Wasielewski states that in Eimeria stiedae the chromatoid granules may be observed in young macrogametes which have a diameter of only 5  $\mu$  to 7  $\mu$ , and he believes that they leave the nucleus in drop-form ("daß sie den Kern in Tropfenform verlassen"). The plastic granules, according to this author, do not appear until later. The present writer has not observed that, as a rule, the chromatoid granules are the first to appear; later they become more or less obscured by the plasic

granules which cover them. It is not improbable that the size and time of appearance of the plastic granules depends largely upon the nutritive conditions surrounding the developing coccidium.

Nothing definite is known regarding the functional use of these granules. While the chromatoid granules, as has been suggested above, may possibly represent chromatic substance which was thrown off in the first nuclear divisions, which disintegrates, again forms globular aggregations, and is of no further use to the organism, the plastic granules doubtless represent substances which are being stored for the future use of the coccidium. These substances may be concerned either with the cytoplasmic material out of which will be formed later the sporoblasts, and subsequently the sporozoites; or with those substances which are to be used in the laying-down of the heavy cyst-wall, which begins to develop during the latter part of the maturation of the macrogamete. The possibility that there may be contained in the large plastic granules substances for the formation of the wall of the cyst was first suggested by Simonds (1897) and is accepted by Wasielewski (1904). This hypothesis receives further support from the observations of the writer, which will be given in the following section.

- 3. Maturation phenomena, and the mature macrogamete. With the exception of the tentatively assumed nuclear changes, which have already been mentioned, the maturation phenomena include the following: 1) change in the shape of the macrogamete; 2) change in the wall and, 3) change in the arrangement of the cytoplasm.
- a) The shape of the youngest macrogametes is nearly spherical. As development proceeds it becomes more elipsoid, and by the time the nuclear changes described on page 34 are completed, it has an average shape-index of 0,779.
- b) The wall of the macrogamete does not begin to develop until the organism has attained nearly its full size. Otherwise the absorption of food materials would probably be inhibited by the thickening membrane, and further development prevented. The necessary preliminary to the formation of the cyst wall is the gathering of the red plastic granules about the periphery of the macrogamete (Pl. 1, Fig. 26). Here they remain for a time, the larger outside, and the smaller inside. Gradually it may be observed that those which lie next to the membrane wall, become flattened on the outer surface, and press closely against the membrane. This flattening continues until it is apparent that the material of the

granules is being applied to the formation of the wall (Pl. 2, Fig. 45). This is also apparent in the increasing thickness of the wall itself. From a thin membrane, without apparent thickness, it appears as a gradually thickening line, the color of which is the same as that of the granules. Finally the red, plastic granules wholly disappear, and the wall appears in nearly its full thickness, still staining faintly pink with eosin. Although this staining reaction remains during the life of the cyst, the wall gradually becomes more impervious to the stain, and never, at any subsequent time, stains so brilliantly as when freshly formed. When first formed the wall is elastic, but as the resistance to stains increases, it becomes at the same time more rigid and firm.

c) The changes in the cytoplasm of the macrogametes may be considered under two heads. Texture: The texture or consistency of the macrogametes has already been considered under the heading of "granules"; and it was there shown that while the young macrogametes were at first clear, the granulations (i. e. the red granules) in them gradually appeared and then again disappeared with the formation of the cyst wall. The cytoplasm which is left remains more finely granular but still contains a certain amount of dark-staining chromatic material.

Distribution: This cytoplasm, at the time when the cyst wall is nearly formed, is distributed evenly through the whole cavity, the nucleus at the center. As development proceeds, at first, irregularly, producing a slightly fimbriated margin; but finally culminates in the formation of a spherical ball of protoplasm with the large pale nucleus resting at the center. The different stages in this retraction are shown in Pl. 1, Figs. 28—32.

# 7. The microgametocytes.

Bodies which could certainly be recognized as microgametocytes have not been observed by the writer under  $6 \mu$  in diameter. These elements begin to develop from merozoites in the epithelial cells (occasionally in the mucosa), coincidently with the macrogametes, and can be distinguished from the latter as soon as the number of nuclear fragments is sufficiently large. It appears that, in many instances, the nuclear division begins even before the microgametocyte attains its maximum size, just, as the division of the merozoite nucleus may be observed even before the merozoite enters its host-cell.

The shape of the microgametocytes may be round, oval or irregular; the smaller bodies are more often round and regular in

outline, the larger bodies more often irregular. This stage is found both inside and outside the epithelial cells but the larger microgametocytes are found more often free in the tissues of the mucosa, in multi-nucleated cells, or in the lumina of the crypts In intracellular epithelial positions the appearance produced is the same as that which has been described for the intracellular schizonts and macrogametes. The number of microgametocytes developing at any one time is considerably less than the number of macrogametocytes. The numerical proportion as observed (in sections) in the organisms still included within the epithelial cells, and in smears made from the content of the cecum or intestine is 13 to 100.

In fresh preparations the microgametocytes vary in size from  $10~\mu$  to  $36~\mu$ . They are often characterized by a striated appearance of the surface, apparently brought about by the thin bodies of the microgametes lying packed nearly parallel to one another. It appears doubtful whether the flagella of the microgametes could aid in giving this appearance, which cannot be seen in freshly-stained preparations. The residual body, which occupies from one-half to three-fourths of the microgametocyte, cannot be seen in fresh preparations since it is covered by the layer of microgametes which lie between it and the periphery, and, in many cases, appear to radiate out from it or lie tangent to its surface. It is only in the early stage of development, however, that the radial arrangement of the "striations" can be observed; later, the microgametes appear to become detached from the residual body, and to lose to a greater or less degree their nearly parallel arrangement.

In stained preparations the striated appearance of the microgametocyte is usually lost, but the details of internal structure are made more clear. The picture varies, however, with the age and stage of the organism; dependent upon whether it is observed in sections, or in smears, and upon the staining process.

The best pictures of the microgametocytes are found in smear preparations fixed in methyl alcohol and stained by the Romanowsky method, or in sections stained with iron-hematoxylin. Here the most common picture of the organism is that shown in Pl. II, Figs. 32—38. One sees in sections a lavender or pinkish-staining mass, round, oval, or irregular in shape, measuring from  $7.82~\mu \times 5.28~\mu$  to  $33~\mu \times 20.04~\mu$  in diameter, and dotted with the nuclei of the more deeply black-staining microgametes (Fig. 38). These nuclear fragments are either round or elongated, depending upon what stage of development has been reached. Usually they are distributed irregularly over the

surface of the residual body, and because of the manner of making the smear, often showing no definite arrangement. In exceptional cases, however, the microgamete nuclei are seen to radiate from the large residual body, somewhat like the petals of a sun-flower (Fig. 34). In still other cases the residual body is observed alone, but surrounded by a variable number of deeply purple- or blue-staining microgametes to be described later (Pl. 2, Fig. 37). The radial arrangement of the microgametes is more clearly seen in sections where their orientation to the residual body, and to one another, has not been disturbed.

In earlier stages of development than that mentioned above, the microgametocytes may reveal in smears very little structure. They are especially characterized by staining more definitely blue than the macrogametocytes, which, in the early stages, they much resemble. As development proceeds the nuclear fragments can be observed, at first in small numbers and indistinct, but gradually increasing both in number and in clearness.

In the majority of cases only one residual body occurred in a single microgametocyte (Pl. 2, Fig. 34). It may frequently happen, however, that there are two to ten (probably more) residual bodies, which serve as segmentation centers. In these instances one may be nearly twice as large as others, the smallest seldom attaining a diameter of over 7  $\mu$ . In such microgametocytes the microgamete nuclei cluster about the periphery of all the residual masses except sometimes at the plane of their union (Fig. 43). In this phenomenon we have a parallel in the "merozoite cysts" which possess two or more segmentation centers or residual bodies, as described on page 28. In some cases the residual body appeared to be deeply invaginated on one side, the invagination surface being bordered with microgamete nuclei (Fig. 35). The structure of the residual body is homogeneous, or frequently faintly granular. It appears to degenerate rapidly after the liberation of the microgametes.

# 8. The microgametes.

The microgametes have their origin in nuclear fragments, many of which are split off by the nucleus even before the microgametocyte has attained its full size. The fragmentation occurs coincidently with the maturation of the macrogametes, with which the microgametocytes can invariably be found. The number of daughter nuclei varies within wide limits. Some small microgametocytes appear to form not more than a dozen microgametes, while others form many hundred.

The size of the original daughter nuclei is at first very minute, — usually less than  $0.5 \mu$ . They gradually increase, however, to form round nuclei having a diameter of 0.75 u to 0.9 u. These early stages of development cannot be observed at all in fresh preparations, and the first results of nuclear division can be seen only with difficulty in stained preparations. After these have undergone a certain period of growth, they may be observed as deeply bluestaining (or purple-, depending upon the success in staining) bodies against the lighter blue of the residual substance of the gamete, in which they appear to lie partly imbedded. Subsequently the round form of the microgamete nuclei is lost, and the bodies elongate to form lancet- or comma-shaped bodies. With further development this appearance becomes more marked until finally the nuclei become pointed at both ends and have a size of 2.5  $\mu$  to 3  $\mu$ . When the microgametes have attained this size they usually become separated from the residual body, or adhere to it only at their tip ends, and soon after they are probably liberated from the confining membrane. The nucleus apparently continues the process of elongation after liberation, and when the microgametes are liberated, the nuclear portion has a length of 3.8  $\mu$  to 4.5  $\mu$ , and a breadth of about  $0.9 \mu$  to 1  $\mu$ . The cytoplasmic portion of the microgamete, which lies at the posterior end, is seldom revealed upon staining, and it is doubtful whether very much cytoplasmic material encloses the microgamete nucleus. The fact that microgametes, seen in fresh preparations, have a maximum length of 6 u to 7 u, and a breadth of  $1 \mu$  to  $1,1 \mu$ , makes it apparent that there is a slight cytoplasmic elongation at one end, or at both ends, of the nucleus proper, although the microgamete is chiefly made up of nuclear material.

In smear preparations, in which the microgametes are scattered through the field, the form is generally sickle-shaped or crescentic as shown in Pl. 1, Fig. 20. Less often a compound curve in the bodies is observed.

That the microgametes possess two flagella has been shown by suitable methods of staining. It has proved difficult, however, to stain the flagella clearly, and at the present time no further data regarding their structure or mode of attachment are at hand. The length of the flagella is slightly greater than that of the microgametes. It has been impossible up to the present time to observe the flagella in fresh preparations.

A comparison between the microgametocytes and microgametes of the present coccidium with those of *Eimeria stiedae*, as described

by Wasielewski (1904), and also as observed by the writer, show many similarities and few differences. The minimum size of the smallest microgametocytes (6  $\mu$  to 7  $\mu$ ) is the same in both cases, but none attaining a diameter of 55  $\mu$ , as described by Wasielewski for *Eimeria stiedae* were observed by the writer in *Eimeria avium*. The microgametes have the same form of development in the microgametocytes, and possess, in the adult stage, similar morphological features.

# Fertilization of the macrogamete and subsequent development.

The mature macrogamete consists of an oval or egg-shaped double-walled membrane enclosing a spherical ball of cytoplasm of granular consistency, in the center of which lies the relatively large pronucleus. The appearance of the macrogamete at this stage is similar to that of the resting cyst stage. As the time of fertilization approaches, the cytoplasmic ball approaches one pole of the cell and a small cone is thrust out of the micropyle opening. In some instances there appears to be a mucilagenous film lying entirely about the macrogamete, or sometimes covering only the pole in which the micropile is present. Judging from the fact that various small particles adhere to this membrane, it seems probable that it is composed of a sticky substance, extruded from the interior of the cell. It was not seen in all cases and seems to remain only a short time. It is possible that its function is to attract and hold the microgametes. If this were true it could not, however, be analogous to the outer membrane which is extruded by some coccidia after the process of fertilization, and observed to harden into a protective "shell" (see Lancaster, 1903). Indeed there is no such membrane enveloping the macrogametes of Eimeria avium, similar to that observed by the writer in the case of Eimeria stiedae unless the one described be considered as analogous. Nevertheless, further observations are required before a definite answer to this question can be given.

During the time that the cytoplasm moves toward the pole of the macrogamete, the nucleus migrates slightly forward toward the location of the micropyle. Here it rests until the fortunate microgamete, striking the projecting cone of cytoplasm (or some portion of the adhesive membrane described above), is drawn within the macrogamete. The further details of the fusion of the two nuclei have not been observed by the writer, although bodies which probably represent microgametes have been seen adhering to the outer surface of the ball of cytoplasm within the cyst. The next stage observed was that in which the cytoplasm had again gathered in the center of the cell, and the nucleus had stretched to form a spindle-shaped band across the cytoplasmic sphere. It appears probable that this has to do with the fusion of the male with the female pronucleus, and is merely a means of mixing the chromatin elements; for, shortly afterwards the nucleus again appears as a ball in the center of the cytoplasm. At this point the development rests, no further change taking place while the oöcyte is in the body of the bird. The conditions which have been found to favor development or non-development will be considered in a subsequent paper.

#### V. Conclusions.

The systematic position and specific relations of the coccidium under discussion remain to be mentioned. There exists at the present day no little confusion regarding what are actually the specific characters of many of the Coccidia, so that there is some difficulty in stating what are, and what are not, well defined and legitimately distinct species. One cannot review very much of the literature upon the Coccidia without being impressed with the view that organisms which appear to be the same species have been described many times under different names, the distinctions being, for the most part, based on such criteria as the size and shape of the cysts. Thus we have, for instance, Psorospermium avium, Coccidium avium, Coccidium rivolta, Coccidium perforatum, and Coccidium tenellum; also Coccidium oviforme, Eimeria cuniculi and Coccidium perforans. Of the last-named species alone there have been no less than six different varieties mentioned.

One reason for this confusion probably arises from the fact that one would not expect to find the same organism either present, or causing the same disease, in both birds and mammals; and thus many of the forms of coccidia found in animals have been ranked with Coccidium cuniculi (Eimeria stiedae) or with C. oviforme, while those found in birds have been classed with Coccidium avium (or C. tenellum). Another cause for existing uncertainity, is perhaps the fact that, in a great many instances, the slight variations in size or shape of the cysts (which has probably been often due to differ-

ences in age or technique) has been made to serve as the basis of specific distinctions.

As has been indicated in the preceeding pages, and the point cannot be too strongly emphasized, there exist very great differences in the shape and size of coccidia of the same species, not only when taken from different parts of the intestinal tract of the same animal, but also when coming from different animals. The marked variations which the writer has observed in *Eimeria avium* as determined by different hosts and by different conditions of nutriment has led him to the view that a re-examination of many coccidia now ranked as independent species would serve as a basis for the elimination of a large number which now receive mention in text-books on pathogenic protozoa.

Another common source of error may be the mistake of associating certain species of coccidia with animals that are merely playing the rôle of incidental or intermediary hosts to the parasite. For example the writer has examined many rats (Mus norvegicus) and mice (Mus musculus) which contained, besides Coccidium falciformis, a coccidium, the cysts of which were in every way similar to the cysts of Eimeria avium as regards both their morphology and their manner of development into sporozoites. Similar coccidia have been found also in many of the rabbits kept at the rabbitry of the Experiment Station. More exceptionally, coccidia similar to the rabbit coccidium have been found in rats and mice. These facts can probably be explained without the need of assuming that the species of coccidia mentioned are commonly parasitic in all animals in which they change to be found. The scavengering characteristics of rats would, in addition to their chicken-killing propensities, easily account for the presence of Eimeria avium in their intestinal tract and in their excrement; and the presence of Eimeria stiedae or Coccidium falciformis in fowls can be explained in a like manner on the basis of the incidental ingestion of these parasites. It has not vet been proved that the coccidium common to one species undergoes any development when, by accident, it secures a lodging in the intestinal tract of another host. As stated above, the finding of certain parasites in what are in reality only incidental hosts, has probably, in many instances served to confuse our knowledge of the identity of many forms. This fact was partly instrumental in causing Cole and Hadley (1909) to refer to the coccidium found in poultry at the Rhode Island Station as Coccidium cuniculi. name was then used to signify the morphological resemblance to

this organism; and it was not without some justification, for it is true that many of the coccidia observed in poultry actually belonged to this species, while many of those that did not, had many points of resemblance, as has been shown. It was not at that time assumed that the birds could, by any chance have taken in rabbit coccidia, since rabbit coccidiosis was not then known to exist among the rabbits at the Experiment Station. Since that time however. repeated examinations have shown the occurence of this coccidium, not only in the rabbits at the Station, but also in many wild rabbits shot in the vicinity. It has been one of the results of the investigations reported in this paper to show clearly that, although the coccidium of the rabbit has appeared frequently in fowls, the latter play merely the rôle of incidental hosts with respect to this organism: and, so far as has been ascertained up to the present time, the rabbit coccidia do not undergo any development within the bodies of birds. The reciprocal is true for the cysts of Eimeria arium. which have been found not infrequently in the intestinal tract of rabbits at the poultry department of the Rhode Island Agricultural Experiment Station. But notwithstanding these facts, the present morphological studies have clearly demonstrated the necessity of separating these two coccidia with regard to the part they play in the production of avian coccidiosis.

Shortly after this paper was completed, the writer was able to review the work of Fantham (1910) dealing with the coccidium studied in connection with the grouse disease. This species is undoubtedly identical with the organism that forms the subject of the present paper. Since the work of Fantham appeared to cover many points in the investigations here reported, it seemed at first advisable to withhold the present publication. Many of the facts presented here merely substantiate the work of Fantham, which is the first extensive exposition of the morphology, and to a lesser extent, of the biology, of Eimeria avium. Upon a closer reading of Fantham's paper, however, it was observed that many points taken up in the present communication might be regarded as supplementary to his data. For this reason the paper is published at this time, and further comment on Fantham's results will be deferred until a later date.

Kingston, R. I., U. S. A., Jan. 20, 1911.

#### VI. Literature.

- Balbiani (1884): Leçons sur les Sporozoaires. Paris.
- Bensen, W. (1909): Untersuchungen über Trichomonas intestinales und vaginalis des Menschen. (Mit 3 Tafeln.) Arch. f. Protistenk. Bd. 18 H. 2 p. 115.
- COLE, L. J. and HADLEY, PHILIP B. (1908): Blackhead, a coccidial disease of turkeys. Science (N. S.) Vol. 27 p. 994.
- (1910): Blackhead in turkeys: a study in avian coccidiosis. R. I. Agr. Expt. Sta. Bul. 141.
- DOBELL, C. (1907): Observations on the life-history of Adelea ovata AIMÉ SCHNEIDER, with a note on a new gregarine from the gut of Lithobius forficatus. Proceed. Roy. Soc. Biol. Vol. 79.
- Doplein, F. (1901): Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. Gustav Fischer, Jena, XIV, 274 pp.
- ECKHART (1903): Über Coccidiosis intestinales beim Geflügel. Berlin. tierärztl. Wochenschr. Jahrg. 1903 Nr. 11 p. 177—180.
- EIMER, THEODOR (1870): Über die ei- oder kugelförmigen sogenannten Psorospermien der Wirbeltiere. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Gregarinen und zur Kenntnis dieser Parasiten als Krankheitsursache. 55 pp., 1 pl., 8°, Würzburg.
- HADLEY, PHILIP B. (1909): Studies in avian coccidiosis: I. White diarrhea of chicks; II. Roup in fowls. Centralbl. f. Bakt. etc., Abt. I, Orig., Bd. 50 H. 3 p. 348-353.
- (1909a): Regarding the value of the van Gieson and the Romanowsky malarial stain for the detection of Coccidia. Centralbl. f. Bakt. etc., Abt. I, Orig., Bd. 52 p. 147—150.
- (1910): Studies in avian Coccidiosis: III. Coccidiosis in the English sparrow and other wild birds. Centralbl. f. Bakt. etc., Abt. I, Orig., Bd. 56 p. 522-523.
- HAKE, THOMAS GORDON (1839): A treatise on varicose capillaries, as constituting the structure of carcinoma of the hepatic ducts, and developing the law of treatment of morbid growths; with an account of a new form of the pus globule. 20 pp., 6 pls., London.
- Jollos, Victor (1909): Multiple Teilung und Reduktion bei Adelea ovata (A. Schneider). Arch. f. Protistenk. Bd. 15 H. 3 p. 249-262.
- KAUFMANN, G. (1847): Analecta ad tuberculorum et entozoorum cognitionem. Diss. inaug. Berolini, 32 pp., 2 pls., 8°.
- LABBÉ, ALPHONSE (1896): Recherches zoologiques, cytologiques et biologiques sur les Coccidies. Arch. zool. expér. et génér., 3. sér., p. 4.
- (1899): Sporozoa. Das Tierreich. 5. Lief. xx + 180 pp., 196 figs., Berlin.
- McFADYBAN, J. (1894): Some observations regarding the Coccidium oviforme. Journ. Compar. Path. and Ther. Vol. 7 p. 131.
- (1894a): Intestinal psorospermosis in the pheasant. Journ. Compar. Path. and Ther. Vol. 7 p. 136.
- METZNER, R. (1903): Untersuchungen an Coccidium cuniculi. Arch. f. Protistenk. Bd. 2 p. 13-72.

- Morse, G. B. (1908): White diarrhea in chicks with notes on Coccidiosis in birds. U. S. Dept. Agr., Bur. Anim. Ind., Circular 128 p. 1—7.
- MÜLLER, J. and RETZIUS, A. (1842): Über parasitische Bildungen. Arch. Anat., Physiol. u. wiss. Med., p. 193-312 pls. 8—9, Berlin.
- PFEIFFER, L. (1891): Die Protozoen als Krankheitserreger etc. vi + 216 pp., 91 figs., 8°, Jena.
- PREIFFER, R. (1892): Beiträge zur Protozoenforschung. I. Heft: Die Coccidienkrankheit der Kaninchen. 24 pp., 12 pls., 8°, Berlin.
- Podwyssozki, W. W. (1890): Studien über Coccidien. I. Über das Vorkommen der Coccidien in Hühnereiern im Zusammenhauge mit der Frage über die Ätiologie der Psorospermosis. Centralbl. f. allg. Path. u. path. Anat., Jena. Bd. 1 H. 5 p. 155—158, 1 fig.
- RAILLET, A., and Lucet, A. (1890): Une nouvelle maladie parasitaire de l'oie domestique, determinée par des Coccidies. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris 1890 T. 42 p. 293—294.
- (1891): Dévelopment experimentale des coccidies de l'épithélium intestinal du lapin et de la poule. Comt. Rend. Soc. Biol. Paris T. 43 p. 820—823.
- Remak, R. (1845): Diagnostische und pathologische Untersuchungen. Publ. Berlin 1845, 242 pp., 1 pl.
- RIVOLTA, S. (1869): Psorospermi e psorospermose negli animale domestici. Medico Vet., Torino, 3 s, Vol. 4 (2-3).
- (1878): Della gregarinosi dei polli e dell'ordinamento delle gregarine e dei psorospermi degli animali domestici. Giorn. di anat., fisiol. e patol. d. animali Pias Vol. 10 (4) p. 220—235.
- RIVOLTA, S. and SILVESTRINI, A. (1873): Psorospermose epizootica nei gallinacei. Giorn. di anat., fisiol. e patol. d. animali Pias Vol. 5 p. 42-53.
- Schaudinn, F. (1902): Studien über krankheitserregende Protozoen. I. Cyclospora caryolytica Schaud., der Erreger der perniciösen Enteritis des Maulwurfs. Arb. a. d. k. Gesundheitsamt Berlin Bd. 18 H. 3 p. 378-416, pls. 12-13, figs. 1-54.
- Schneider, Aimé C. J. (1881): Sur les Psorospermies oviformes ou Coccidies, espèces nouvelles ou peu connues, avec 1 planche. Arch. Zool. expér. et génér., Paris, T. 9 p. 387-404.
- Siedlecki, M. (1899): Étude cytologique et cycle évolutif de Adelea ovata Schneider. Ann. de l'Inst. Pasteur Vol. 13.
- SIMOND, P. L. (1897): L'évolution des Sporozoaires du genre Coccidium. Ann. de l'Inst. Pasteur Vol. 11 p. 545-581, Tab. 16-17.
- Smith, Theobald (1910): Aprotective reaction of the host in intestinal coccidiosis of the rabbit. J. Med. Research (N. S.) Vol. 18 (123) p. 407—415.
- Tyzzer, E. E. (1910): An extracellular coccidium (Cryptosporidium muris gen. et sp. nov.) of the gastric glands of the common mouse. J. Med. Research (N. S.) Vol. 18 (123) p. 487—509.
- WASIELEWSKI (1904): Studien und Mikrophotogramme zur Kenntnis der pathogenen Protozoen. Heft 1 p. 118, pls. 7, Johann Ambrosius Barth, Leipzig.



## VII. Description of Plates.

#### Table of Measurements.

The following table of measurements, is compiled from data taken at the time when the coccidia were drawn. The dimension given is, in every instance, the greatest diameter, or length, of the figure.

Fig. 1	22 μ	Fig. 16	11 u	Fig. 31	21 μ	Fig. 46	10,5 μ
2	21	17	10	32	22	47	9,5
3	22	18	9,1	33	14	48	9
4	23	19	9	34	16	49	9,5
5	21	20	8	35	20	50	10,5
6	22	21	21	36	30	51	8,5
7	8,1	22	22	37	26	52	8
8	9,6	23	20	· 38	27	53	8
9	10,3	24	21	39	8	54	7,5
10	11,5	25	22	40	8	55	7
11	12	26	23	41	14	56	3,5
12	12	27	24	42	15	57	4
13	11	28	23	43	<b>58</b>	58	4,5
14	11	29	21	44	17	59	5,5
15	9,2	30	20	45	21	60	6,7

#### Plate 1.

In Pl. 1, Figures 1-11, are drawn from developing cysts preserved in a 5 per cent solution of potassium bichromate. Figures 12-19 were drawn from smears of cecal or duodenal content, stained with the Romanowsky malarial stain.

Figs. 1-6. Development of the cysts.

Figs. 7-11. Development of a single sporoblast.

Figs. 12-19. Sporozoites in different stages of development.

Fig. 20. Young schizont.

Figs. 21-27. Development of macrogamete.

Figs. 21-23. Reducing divisions (?) of nucleus.

Figs. 24, 25. Disintegration of chromatic substance and formation of chromatoid granules.

Fig. 26. Gathering of plastic granules about periphery of macrogamete.

Fig. 27. Granules forming wall of macrogamete.

Figs. 28-32. Maturation changes in macrogamete anticipating fertilization.

#### Plate 2.

In Pl. 2, Figures 33, 34, 35, 36, 38 and 43 are from sections stained either with iron-hematoxylin and eosin, or with Delafield's hematoxylin and eosin. All other figures are from smears, stained with the Romanowsky malarial stain.

Figs. 33-36. Stages in the development of the microgametocytes.

Figs. 33, 34. Young microgametes clustered about the residual body.

Fig. 35. Microgametocyte showing invagination into residual body.

Archiv für Protistenkunde. Bd. XXIII.

Fig. 36. Microgametocyte with several segmentation centers.

Fig. 37. Young microgametes liberated from the residual substance but not yet freed from the microgametocyte.

Fig. 38. View of the surface of a young microgametocyte.

Figs. 39-43. Stages in the development of the merozoites.

Fig. 39. Early divisions of the schizont nucleus.

Fig. 40. Later divisions of the schizont nucleus; daughter nuclei clustered about the residual ball.

Fig. 41. Young merozoite-cyst of small type, within an epithelial cell.

Fig. 42. Young merozoite-cyst, of small type, containing two segmentation centers.

Fig. 43. Merozoite cyst, of large type, from the mucosa containing many merozoites grouped about several segmentation centers.

Fig. 44. Young macrogametocyte showing both plastic granules and chromatoid masses.

. Fig. 45. Young macrogametocyte with the plastic granules grouped about the periphery, and forming the wall.

Figs. 46-60. Merozoites in different stages of development.

Figs. 47, 48, 51. Merozoites showing nuclear divisions.

Figs. 49, 50. Merozoites of peculiar form, possibly representing a sexual type.

Figs. 52-55. Merozoites which have undergone a limited development outside of cells, or have been pressed out of host-cells after development had begun.

Figs. 56-60. Young immature merozoites broken away from the residual body, and showing several atages of development.

Nachdruck verboten. Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Mitteilung aus dem Bakteriologischen Institut in Sofia.)

# Untersuchungen über Coccidien.

II. Klossia vitrina Mor.

Von

Dr. Theodor Moroff.

(Hierzu 30 Textfiguren.)

Die Gattung Klossia kommt in der Niere verschiedener Schnecken vor (Helix hispida, hortensis, fruticum, Nemoralis arbustorum, umbrosa; Succinea pfeiferi und gigantea usw.). Die Parasiten von allen diesen Schnecken wurden unter eine einzige Art zusammengezogen. Es war mir bis jetzt nicht möglich nachzuprüfen, ob diese Annahme zutreffend ist oder ob es sich nicht vielmehr um mehrere Arten handelt. Aus der Darstellung der früheren Autoren kann man sich in dieser Hinsicht keine Klarheit verschaffen, da ihre Ausführungen nicht detailliert genug sind.

Mein Material stammt aus Vitrina eliptica (?) her, das ich 1906 in der Umgebung von Grenoble (Sassnage) gesammelt habe. Teilweise habe ich auch die Untersuchung in Grenoble selbst ausgeführt. In der Hoffnung zu einem neuen Material zu gelangen, das mich in die Lage setzen könnte, die Anfangsstadien der Schizogonie zu studieren, habe ich immer den Abschluß der Arbeit zurückgestellt. Nachdem ich aber jetzt eingesehen habe, daß ich in absehbarer Zeit das gewünschte Material nicht bekommen kann, habe ich mich entschlossen die Untersuchung an dem mir zur Verfügung stehenden Material zu Ende zu führen und das Wenige, das ich ermitteln konnte, zu veröffentlichen.



Diese Untersuchung habe ich am Bakteriologischen Institut in Sofia zu Ende geführt. Ich möchte nicht versäumen, auch an dieser Stelle dem Leiter des Institutes Dr. M. Ivanoff für die Unterstützung, die er mir während meiner Untersuchung in jeder Hinsicht zuteil werden ließ, bestens zu danken.

Zu meinen Untersuchungon habe ich vornehmlich Ausstrichpräparate gebraucht, welche mit Sublimat-Alkohol fixiert und mit Grenacher's Hämotoxylin, Mayer's Hämalaun und Heidenhain's Hämatoxylin gefärbt wurden.

Die Entwicklung dieser Coccidiums verläuft ähnlich wie bei Adelea, daher werde ich mich möglichst kurz fassen; in meiner Darstellung werde ich bestrebt sein nur diejenigen Abweichungen hervorzuheben, die von einem allgemeineren cytologischen Interesse sind.

In dem mir zur Verfügung stehenden Material war die Schizogonie zum größten Teil abgelaufen und die Gamogonie hatte bereits Platz gegriffen.

# Agamete Generation.

Ich habe die Sporozoiten von Klossia mit Sicherheit nicht beobachten können. Alle jungen Stadien, die mir zu Gesicht kommen, halte ich für Merozoiten, welche das Resultat vorhergegangener Schizogonie darstellen.

Die Merozoiten selbst weisen weitgehende Schwankungen in ihrer Größe und Gestalt auf; doch sind die Extreme durch alle Zwischenformen mit einander verbunden. Sie weisen eine Länge von 20-25 u und eine Dicke von 3-5 u auf. Ihre Gestalt ist sichel- oder Sie sind stark abgeplattet, wie dies bei Adelea zonula (Moroff) der Fall ist; das Vorder- und das Hinterende sind stumpf zugespitzt; bei vielen Merozoiten läßt sich das Vorderende mit Eisenhämatoxylin bedeutend stärker färben, was auf eine starke Ansammlung von Chromatin an dieser Stelle hindeutet (Fig. A<sub>1</sub>). Die Plasmastruktur der Merozoiten ist fein vacuolär. Bei einem Teil der letzteren besteht der Kern aus einer größeren Anzahl von Chromatinkörnchen, welche in einem schwach färbbaren oder achromatischen Lininwerk suspendiert sind (Fig. A1); bei den übrigen Merozoiten sind neben diesen Chromatinkörnchen noch ein bis drei andere, die sich durch ihre bedeutendere Größe auszeichnen und ihrem weiteren Schicksal gemäß als Caryosome (Nucleolen) zu bezeichnen sind (Fig. A2).

Ihr Wachstum machen die Merozoiten in den Epithelzellen der Niere durch. Nachdem sie in letztere eingedrungen sind, ziehen sie sich etwas zusammen, wodurch sie eine mehr elipsoide Form bekommen. Während des Wachstums des jungen Schizonten sind keine nennenswerten Veränderungen im Plasma zu konstatieren; nur wird seine Struktur etwas grobwabiger.



Fig. A<sub>1-2</sub>. Klossia vitrina. Merozoiten.

Der Kern selbst bewahrt in den Jugendstadien ebenfalls seine Struktur; er nimmt nur proportional mit dem Wachstum des ganzen Coccidiums an Größe zu. Bei den jungen Trophozoiten, wie bei den Merozoiten, besteht er aus einer größeren Menge Chromatinkörnchen (Fig.  $B_{1-2}$ ); die in seinem Inneren vorkommenden Caryosome befinden sich meistens unmittelbar unter der Kernoberfläche. In vielen Fällen



Fig. B<sub>1-2</sub>. Klossia vitrina. Junge Trophozoiten.

ist eine Abgabe ihres Chromatins in Form kleiner Körnchen an das Plasma zu konstatieren. In vielen Fällen weisen die Caryosome eine konzentrische Schichtung auf, indem sich stärker färbende Schichten mit schwächer färbbaren miteinander abwechseln. Während des Wachstums des Parasiten lösen sich einzelne der Caryosome vollkommen auf; an ihrer Stelle können aber andere entstehen, indem einzelne Körnchen des übrigen Kernchromatins (Idiochromatin) zu

neuen Caryosomen heranwachsen. In Fig.  $C_{1-2}$  sind zwei erwachsene Trophozoiten gezeichnet; der jüngere befindet sich noch in der Wirtszelle.

Mit verschiedenen Färbungsmethoden und bei verschiedener Differenzierung konnte in keinem der Caryosome eines Kernes eine sich stärker färbende Partie konstatiert werden, die man als ein Centriol deuten könnte. Ebenfalls konnten in dem Inneren der Caryosome keine Vacuolen konstatiert werden.

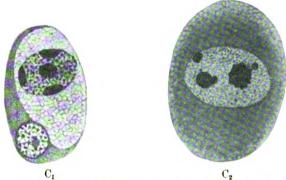


Fig. C<sub>1-2</sub>. Klossia vitrina. Ältere Trophozoiten.

Auch bei manchen anderen Coccidien scheinen ähnliche Verhältnisse vorzuliegen, so z. B. bei Adelea zonula habe ich in dem Kern der Macrogametocyten regelmäßig zwei Caryosome festgestellt. Bei Adelea ovata scheinen mitunter mehrere Caryosome im Kern gleichzeitig vorzukommen. Jollos erklärt aber diese Erscheinung auf eine andere Weise. In Übereinstimmung mit Moroff, Hartmann und Prowazek nimmt er nämlich an, daß das Caryosom für sich allein einen Kern repräsentiert, ferner daß die Caryosomvermehrung in Wirklichkeit eine Kernvermehrung im allgemeinen darstellt. Ein mehrere Caryosome enthaltender Kern stellt nach diesem Autor in Wirklichkeit einen polyenergiden Kern — einen Polycaryon im Sinne Hartmann's) dar. Bei Selenococcidium kommen nach Léger et Duboscq (1910) bis vier Caryosome vor. In bezug auf ihre Deutung schließen sie sich der soeben erwähnten Ansicht Jollos' an.

Jollos gibt ferner an, daß das Außenchromatin der Kerne während des Parasitenwachstums nach und nach verschwindet, indem es in das Caryosom aufgeht, so daß das Chromatin in dem erwachsenen weiblichen Trophozoiten fast ausschließlich von dem Caryosom repräsentiert wird. Nach Analogie mit den übrigen

Coccidien glaube ich aber, daß neben dem Caryosom auch anderes Chromatin im Kern vorhanden ist — das Idiochromatin —, das aber infolge seines schwächeren Färbungsvermögens — insbesondere EH gegenüber — sich bei der Differenzierung viel leichter entfärben läßt; daher sehen die Kerne in so behandelten Präparaten so aus, als ob sie außer dem Caryosom kein Chromatin mehr enthalten würden. Ähnliche Verhältnisse sind mir auch bei Goussia aus der Schwimmblase von Gadus begegnet. An mit Grenacher's Hämatoxylin gefärbten Präparaten kann man aber äußerst leicht feststellen, daß das Außenchromatin des Kernes in keinem Stadium verschwindet.

Mit dem Beginn der Kernvermehrung bei Klossia ordnen sich die idiochromatischen Chromatinkörnchen in Chromosomen an; die Zahl der letzteren ist nicht mit Sicherheit zu bestimmen; allem Anschein nach dürften sie 8 sein. Sie laufen zu einem gemeinsamen Punkt zusammen. Bei der Teilung scheint es, als ob sie sich der Länge nach spalten. Fig.  $D_1$  stellt einen Schizonten dar, in welchem die erste Kernteilung ziemlich weit vorgeschritten ist (Anaphase).

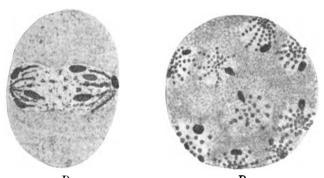


Fig. D<sub>1-2</sub>. Klossia vitrina. Kernvermehrung in den Trophozoiten.

Die Tochterkerne haben sich fast voneinander getrennt. Die Nucleolen sind in den meisten Fällen an den Euden der Chromosomen als deren Fortsetzung zu konstatieren, doch sind nicht selten auch zwischen den Chromosomen freiliegende Nucleolen zu sehen. Hervorheben möchte ich nur noch, daß man kein Centriol in dem Sammelpunkt der Chromosome sehen kann. In den vorgeschrittenen Kernteilungen verteilen sich die einzelnen Chromatinkörnchen gleichmäßiger, doch sind sie in den meisten Fällen noch immer in deutlichen Reihen geordnet (Fig. D<sub>2</sub>). In bezug auf die Caryosome möchte ich hervorheben, daß ich während der Kernteilung eine Vermehrung derselben durch Zerschnürung der vorhandenen nicht be-

obachten konnte. Andererseits habe ich aber auch Bilder gesehen, die dafür sprechen, daß einzelne Chromatinkörnchen zu Caryosomen heranwachsen. Offenbar findet eine wiederholte Auflösung der vorhandenen Nucleolen statt und an ihrer Stelle werden durch Heranwachsen einzelner Chromatinkörnchen der Chromosomen neue Nucleolen gebildet. Auch in den späteren Kernteilungen ist nirgends ein Centriol zu sehen. Am Ende der Teilung resultieren ca. 12—16 Kerne, die sich an die Oberfläche des Schizonten verteilen.

LAVERAN (1898) hat bei *Klossia* eine multiple Kernvermehrung angegeben. Nach ihm entstehen durch Knospung des Caryosoms eine größere Menge von Chromatinkörnchen, welche zur Peripherie des Parasiten auswandern, um hier durch Verdichtung an einzelnen Stellen 4—12 Schizontenkerne zu biden.

Die Kernvermehrung bei der nahe verwandten Gattung Adelea erfolgt nach einigen Untersuchungen ebenfalls auf eine recht abweichende Weise; so zerfällt nach den Angaben Siedlecki's (1899) das Caryosom des vollkommen erwachsenen weiblichen Parasiten in eine größere Anzahl von Körnchen, welche aus dem Kern auswandern; in dem Plasma angelangt, spielen sie die Rolle von Attraktionszentren, um die herum sich das übrige Chromatin zur Bildung der Merozoitenkerne ansammelt. Die Beschreibung Siedlecki's stimmt also mit derjenigen Laveran's überein.

Nach Jollos verschwindet zum größten Teil während des Wachstums von Adelea ovata hingegen das Außenchromatin des Kernes. indem es von dem Carvosom aufgenommen wird, so daß es beim Beginn seiner Vermehrung nur mehr aus einem großen Carvosom besteht. Die Kernvermehrung leitet das Caryosom ein, indem es sich zuerst teilt. Am Ende der Kernvermehrung resultieren eine größere Anzahl von Kernen, welche aus einem Caryosom bestehen, um das herum sich eine schmale, sich hellfärbende Zone befindet. Die definitiven Merozoitenkerne kommen durch die Auflockerung des Carvosoms zustande. Während des Wachstums des männlichen Trophozoiten verschwindet hingegen das Außenchromatin nicht, vielmehr bleibt es weiter bestehen. Auch hier soll die Kernteilung von dem Caryosom geleitet werden. Wie es scheint, rührt das Chromatin der Merozoitenkerne von dem Außenchromatin des Trophozoiten und nicht, wie bei den weiblichen Trophozoiten, von dem Carvosom her, indem letztere am Ende der Vermehrung eine Auflockerung erfahren.

Bei Adelea zonula (Moroff), Orcheobius (Kunze) und Barrouxia (Awerinzew) findet die Kernvermehrung auf ganz dieselbe Weise

wie bei Klossia statt. Nur daß sie von einem Chromatinkörnchen geleitet wird, das ich bei Adelea zonula als Nucleolocentrosom bezeichnet habe. Es existiert in den Trophozoiten neben dem Caryosom. In dem Micro- und Macrogametocyten wächst es zu einem zweiten Caryosom heran.

Der Zerfall des Parasiten in Merozoiten erfolgt bei Klossia auf zweierlei Weise. In dem einen Fall verteilen sich die Kerne regellos an der Peripherie des Trophozoits. Bald darauf wölben sie sich, mit einer ganz dünnen Plasmaschicht bedeckt, über die Oberfläche hervor (Fig.  $E_1$ ). Sie wachsen bald aus dem Restkörper heraus, wobei die Kerne von den distalen Enden der Merozoiten fortrücken.

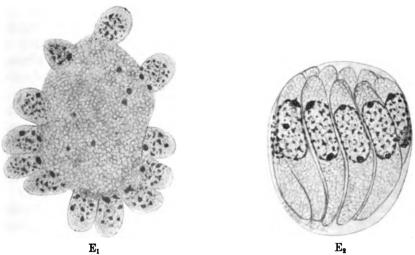


Fig. E<sub>1-2</sub>. Klossia vitrina. 1. Entstehung der Merozoiten. 2. Fertige Merozoiten.

Während des Hervorwachsens der Merozoiten aus dem Restkörper werden die Nucleolen (Caryosome) aus den Kernen ausgestoßen; ein Teil derselben bleibt in dem Restkörper liegen, der Rest verbleibt hingegen im Plasma der Merozoiten. Die von solchen Trophozoiten herrührenden Merozoiten haben keine Nucleolen in ihrem Kern (Fig.  $A_1$ ).

Bei der zweiten Entstehungsweise der Merozoiten ordnen sich die Kerne gürtelförmig in der Mitte des Schizonten an. Daraufhin zerfällt der Parasit in Merozoiten, welche wie die Sektoren einer Orange geordnet sind; allerdings sind sie in ihrem Verlauf etwas tordiert (Fig. E<sub>2</sub>). Die ovalen Kerne solcher Merozoiten enthalten meistens ein oder zwei Caryosome, welche sich meistens an dessen

zugespitzten Seiten befinden. In den beiden Fällen ist die Größe und die Gestalt der Merozoiten weiten Schwankungen unterworfen.

Auch bei manchen anderen Coccidien: Cyclospora (Schaudinn) und Adelea (Siedlecki, Perez, Moroff) wurde eine Differenz in der Entstehung der Merozoiten festgestellt, welche auf einen geschlechtlichen Dimorphismus zurückgeführt wurde. Dieser Dimorphismus ist bei Cyclospora noch vom Anfang der Schizogonie an zu konstatieren, bei Adelea läßt sich hingegen nicht sagen, ob er gleich vom Anfang an auftritt, da von keinem Forscher der Anfang der Infektion beobachtet wurde. Der von Siedlecki für Adelea ovata festgestellte Dimorphismus wurde von Reichenow und Schellack auf eine Mischinfektion mit Barrouxia zurückgeführt. Bei Klossia konnte ich bei den in Wachstum begriffenen Individuen keine Unterschiede feststellen, welche auf einen Geschlechtsdimorphismus hindeuten würden. so daß ich nicht mit Sicherheit behaupten kann, ob tatsächlich der von mir bei den Merozoiten festgestellte Unterschied in Hinsicht auf ihre Entstehung sowie in der Struktur des Kernes auf einen Dimorphismus zurückzuführen ist.

Ebenfalls kann man nicht aus dem Aussehen der Merozoiten ersehen, welche von ihnen zu Schizonten und welche zu Macro- oder Microgametocyten heranwachsen.

## Gamogene Generation.

Beim Beginn der gamogenen Generation findet eine Aneinanderlegung des männlichen und des weiblichen Individuums (Merozoit) statt, bevor sie noch zu wachsen angefangen haben. Die zur Vereinigung kommenden Merozoiten sind, wie dies auch Laveran festgestellt hat, gleich groß (Fig. F<sub>1</sub>); manchmal ist das eine Individuum



Fig. F<sub>1-3</sub>. Klossia vitrina. Junge Macro- und Microgametocyten. 1. Gleich nach der Auseinanderlegung. 2—3. Die Macrogametocyten haben bereits ein schwaches Wachstum durchgemacht.

merklich kleiner als das andere; doch könnte in einem solchen Falle der Macrogametocyt nach der Vereinigung mit dem Microgametocyt bereits ein Wachstum erfahren haben.

Auch in ihrer Kernstruktur stimmen die Micro- und Macrogametocyten überein. In den jüngeren Stadien besteht der Kern wie bei den Merozoiten aus einem achromatischen Liningerüst, in welchem in einer größeren Menge Chromatinkörnchen zerstreut sind; es sind 1—2 Caryosome in jedem Kern zu sehen (Fig. F<sub>1-8</sub>).

Manchmal machen sowohl die Macrogameten als auch die Microgameten ihre Entwicklung durch, ohne vorher in Vereinigung miteinander getreten zu sein.

## Microgametocyten.

Die Microgametocyten nehmen sehr unbedeutend an Größe zu; es werden in ihnen keine Reservestoffe abgelagert, so daß weder im Plasma noch am Kern selbst nennenswerte Veränderungen zu konstatieren sind. In den meisten Fällen bewahren letztere (die Kerne) die Kernstruktur der Merozoiten, d. h. das Chromatin ist in ihnen in Körnchenform im ganzen Kern gleichmäßig zerstreut. Einzelne der Körnchen sind beträchtlich größer und spielen die Rolle der Caryosome. Hin und wieder sieht man einzelne derselben auch ins Plasma übertreten.

Beim Beginn der Kernvermehrung zur Bildung der Microgameten wächst der Kern durch eine Auflockerung der Chromatinkörnchen beträchtlich (auf das doppelte) heran. In vielen Fällen, besonders bei den vereinigten Individuen, werden mit dem Kernwachstum zur Teilung die Caryosome ausgestoßen (Fig.  $H_1$ ,  $J_1$ ), so daß der sich teilende Kern keine Caryosome mehr enthält (Fig.  $G_1$ , 3); in manchen Fällen verbleiben jedoch die Caryosome auch weiter im Kern, und erst nachdem die Microgametenkerne gebildet worden sind, werden sie ins Plasma ausgestoßen (Fig.  $G_2$ ).

Bei der Teilung wandert der Kern zur Peripherie des Microgametocyten, wobei er sich stark abflacht. Oft sind seine Chromatinkörnchen in einer einzigen Schicht verteilt und bedecken fast die Hälfte der Oberfläche des Microgametocyten. Bei einer flüchtigen Beobachtung könnte man sogar den Eindruck bekommen, als ob der Kern seine Individualität aufgibt, indem er sich auflöst, d. h. in Chromidien zerfällt, wie dies Dobell auch für Adelea ovata angenommen hat. Bei einer sorgfältigen Beobachtung stellt sich aber diese Annahme als unzutreffend heraus. Auch für Adelea hat Jollos die Angabe

Dobell's bestritten. Durch eine Durchschnürung (Zerdehnung) des stark abgeflachten Kernes entstehen zwei Tochterkerne; bei diesem Prozeß zeigen die Chromatinkörnchen oft die Tendenz, sich in Reihen zu ordnen, wodurch undeutliche Chromosomen gebildet werden (Fig.  $G_3$ ). Die Tochterkerne verbleiben an der Kernperipherie, wo sie bald auf dieselbe Weise eine neuen Teilung eingehen.

Nachdem die vier Kerne gebildet worden sind, verdichtet sich ihr Chromatin zur Bildung der Microgameten. Letztere sind längliche Gebilde; vorn plötzlich zugespitzt, nach hinten langsam sich verjüngend. An dem vorderen Ende läßt sich der Microgamet nicht färben; diese ungefärbte Partie könnte man als Rostrum bezeichnen. Unmittelbar hinter der Spitze glaube ich oft zwei lange Geißeln wahrgenommen zu haben (Fig. G<sub>4</sub>).

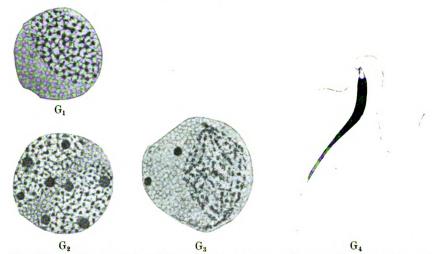


Fig.  $G_{1-3}$ . Klossia vitrina. Microgametocyten in verschiedenen Kernvermehrungsstadien.  $G_4$  ein fertiger Microgamet.

Die fertigen Microgameten lösen sich bald nach ihrer Bildung von dem Restkörper ab. Oft kommen nicht alle Microgameten zur Ausbildung; ein oder zwei derselben bleiben gewöhnlich in ihrer Entwicklung nach und sterben am Restkörper ab.

Ihrem Aussehen nach nähern sich die Microgameten von Klossia am meisten denjenigen von Eimeria.

Die Bildung der Microgameten bei Klossia erfolgt ganz auf dieselbe Weise wie bei Adelea und Orcheobius. In allen Fällen werden nur vier Microgameten gebildet, wobei es nirgends zur Bildung von Chromidien kommt. Im Gegensatz dazu werden bei den übrigen Coccidien: Eimeria, Barrouxia usw. die Microgameten in einer äußerst großen Anzahl produziert. Für die Bildung derselben soll der Kern nach Schaudinn und Awerinzew nicht durch eine sukzessive Teilung die nötige Anzahl von Tochterkernen hervorbringen, sondern er produziert eine große Menge von Chromatin, welches in Form von Chromidien ins Plasma übertritt, wo es sich zu den neuen Gametenkernen verdichtet.

Durch die Liebenswürdigkeit meines Freundes Herrn Professor Dr. Josef Fiebiger kenne ich in dieser Hinsicht die Verhältnisse bei Goussia, bei welcher Gattung von jedem Microgametocyt ebenfalls eine größere Menge von Microgameten gebildet werden. Hier bleibt aber eine Chromidienbildung vollkommen aus. Vielmehr kommen alle Tochterkerne durch die sukzessive Teilung eines einzigen zustande. Die Kernvermehrung findet ganz auf dieselbe Weise wie bei der Schizogonie statt.

In Anbetracht dessen, daß ich bei mehreren Fällen, für welche eine Kernbildung vermittels Chromidien angegeben wurde, bei der Nachprüfung feststellen konnte, daß die Kerne sich durch eine sukzessive Teilung vermehren, sowie daß andere Forscher bei Nachprüfung anderer Protozoen ebenfalls zu ähnlichen Resultaten gekommen sind (z. B. Opalina Metcalf), komme ich immer mehr zur Überzeugung, daß keine generativen Chromidien existieren. Auch die vorhin erwähnten Angaben für die Coccidien halte ich nicht für besonders wahrscheinlich. Meiner Meinung nach dürfte auch hier eine sukzessive Kernvermehrung (Vermehrung des Idiochromatins) stattfinden, welche jedoch bis zum gewissen Grade durch die lebhaften Veränderungen am Caryosom verdeckt wird. Es wäre sehr wünschenswert, wenn in dieser Hinsicht die Verhältnisse bei Barrouxia und Eimeria einer Nachprüfung unterzogen werden würden.

# Macrogametocyten.

Im Gegensatz zu den männlichen Zellen nehmen die Macrogametocyten bedeutend an Größe zu, so daß sie bald eine bedeutendere Dimension erreichen. Demgemäß erfährt ihre Plasma- und Kernstruktur eine erwähnenswerte Umänderung. Das Plasma bekommt eine bedeutend stärkere, vacuoläre Struktur, außerdem wird es durch die beträchtliche Ablagerung von Reservestoffen stark granuliert.

Mit dem Beginn des Kernwachstums erfährt sein Chromatin eine gleichmäßigere Verteilung, so daß er in vielen Fällen eine

stark granulierte Struktur bekommt (Fig.  $H_1$ ). Seine Caryosome wachsen beträchtlich heran, manche von ihnen können sich sogar durch eine hantelförmige Durchschnürung vermehren (Fig.  $F_2$ ). Während des ganzen Wachstums des Parasiten kann man eine wiederholte Chromatinabgabe der Caryosome konstatieren, die sich in einer ununterbrochenen Abschnürung von kleineren und größeren Chromatinkörnchen von denselben kundgibt. Auch bei den Macrogametocyten weisen die Caryosome eine konzentrische Schichtung

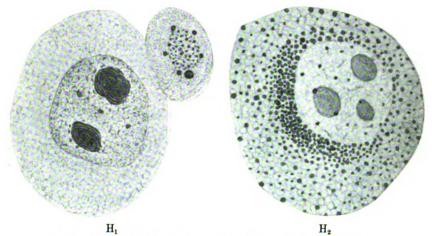


Fig. H<sub>1-2</sub>. Klossia vitrina. Erwachsene Macrogametocyten.

auf, wie bei den Schizonten. Bei ihrem Zerfall bröckeln sich die einzelnen Blättchen ab. Auch hier konnte kein Centriol konstatiert werden.

Durch die lebhafte Kerntätigkeit wird eine beträchtliche Menge von Reservestoffen gebildet, die sich in Form von sich mit EH intensiv färbenden Körnchen zuerst dicht um den Kern angehäuft befinden (Fig.  $\rm H_2$ ). Später verteilen sie sich jedoch gleichmäßiger im Plasma.

In dem Schismastadium 1) findet eine Auflösung der Caryosome statt; der größte Teil des Kernchromatins wandert ins Plasma über. Das Idiochromatin sammelt sich hingegen zu kurzen Fädchen an,

<sup>1)</sup> Als Schismastadium bezeichnete ich in meinen Oogenetischen Studien (1909a) diejenige Periode in der Entwicklung der Protozoen sowie der Geschlechtszellen der Metazoen, in welchem das trophische Chromatin aus dem Kern auswandert, so daß im letzteren nur mehr das Idiochromatin übrig bleibt. In den meisten Fällen geht dieses Stadium der Befruchtung voraus.

welche zuerst regellos im Kerne verlaufen (Fig.  $I_{1-2}$ ). Nach der Auswanderung des trophischen Chromatins sieht letzterer ganz farblos, hyalin aus; es macht den Eindruck, als ob die Chromosomen und die Überreste der sich auflösenden Caryosome sich in einer größeren Vacuole befinden würden (Fig.  $I_2$ ).

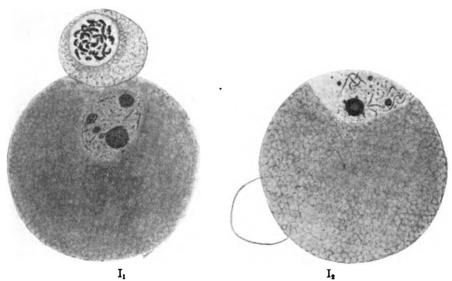


Fig.  $I_{1-3}$ . Klossia vitrina. Vorbereitungsstadien im weiblichen Kern vor der Befruchtung.

Gleichzeitig mit dem Beginn der Ausscheidung des trophischen Chromatins wandert der Kern zur Peripherie des Parasiten. Bis er die Oberfläche erreicht, verschwinden außer den chromatischen Fasern (Chromosomen) alle anderen Chromatinkörnchen. Erstere verdichten sich in einem Haufen und kommen in unmittelbare Berührung mit der Kernperipherie. An dieser Berührungsstelle dringt der Microgamet ein und vereinigt sich gleich mit dem weiblichen Kern (Fig. J<sub>1</sub>).

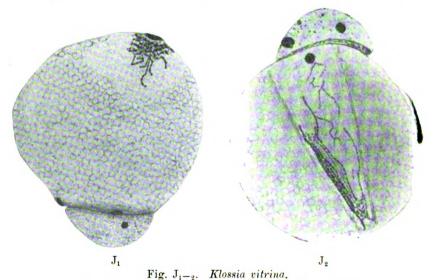
Auch bei Adelea und Orcheobius wandert der Kern des Macrogameten bei der Befruchtung zur Oberfläche des Parasiten; nirgends demonstriert sich jedoch die Tatsache so deutlich, daß die Chromosomen das einzige wesentliche im Kern sind, wie bei Klossia.

Jollos beschreibt bei Adelea eine Chromatinreduktion vor der Befruchtung, die in der Weise vor sich geht, daß der Kern und das Caryosom sich stark ausdehnen und mit der einen Hälfte aus dem Parasiten herauskommen. Durch eine hantelförmige Durchschnürung

wird die herausgetretene Kernpartie abgeschnürt und eliminiert. Diese Bilder hat Jollos nur an Ausstrichpräparaten beobachtet. Eine Chromatinreduktion auf eine solche Weise scheint mir nicht besonders wahrscheinlich; viel eher möchte ich diese Erscheinung auf mechanische Ursachen zurückführen. Reichenow und Schellack (Reichenow 1910), die sich in neuester Zeit mit der Entwicklung von Adelea befaßt haben, konnten die Angabe Jollos' nicht bestätigen. Sie führen diese Bilder Jollos' ebenfalls auf mechanische Ursachen zurück.

# Sporogonie.

Bald nachdem sich die beiden Kerne vereinigt haben, findet eine starke Ausdehnung des Syncaryons statt. Es wird die sogenannte Befruchtungsspindel gebildet, die sich durch den ganzen Durchmesser des Parasiten erstreckt. An dem einen Ende ist der Kern in diesem Stadium sehr breit, gegen das andere spitzt er sich langsam zu, so daß er in diesem Stadium eine trichterförmige Gestalt aufweist (Fig. J<sub>2</sub>). Das Chromatin ist darin in Form von Fäden zu sehen,



1. Im Momente der Befruchtung. 2. Befruchtungsspindel.

die in einem Bündel gruppiert sind; manche von ihnen verlaufen auch regellos im Kern (Fig.  $J_2$ ). In den meisten Fällen sieht man in dem Kern ein Chromatinkörnchen, das sich mehr oder minder

weit von den idiochromatischen Fasern befindet. Ich vermute, daß dieses Körnchen eine Neubildung darstellt, da es in einem vorhergehenden Stadium (Fig.  $J_1$ ) nicht zu sehen war.

In einem folgenden Stadium verengt sich der hyaline Kernteil; gleichzeitig damit findet eine Verdichtung der Chromatinfäden zu einem knäuelförmigen Gebilde statt. Zuerst entspringen kürzere oder längere Fäden von der Hauptmasse (Fig.  $K_1$ ), die aber bald

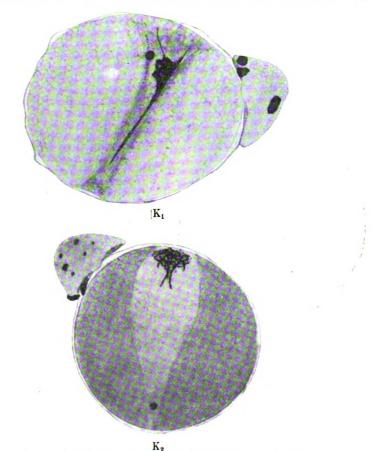


Fig.  $K_{1-2}$ . Klossia vitrina. Kernfiguren nach der Befruchtung.

einbezogen werden, so daß zuletzt alles Chromatin in Form eines Haufens, nicht weit von der Kernperipherie, zu sehen ist. An dieser Stelle ist der hyaline Teil des Kernes stark ausgebreitet, von hier aus läuft er durch den Parasiten hindurch, wobei er sich konusförmig verjüngt (Fig.  $K_2$ ). Bald darauf beginnt die Kernvermehrung zur Archiv für Protistenkunde. Bd. XXIII.

Bildung der Sporocystenkerne. Sie erfolgt aber nicht nach einem ganz bestimmten Modus; vielmehr sind die Kernbilder, die man dabei zu sehen bekommt, weiten Schwankungen unterworfen. Wir begegnen allen Übergängen, von direkten Kernteilungen bis zu ausgesprochenen Mitosen. Die sich auf amitotischem Wege vermehrenden Kerne schmiegen sich dicht an die Oberfläche des Parasiten an, wobei sie eine starke Ausdehnung in die Länge erfahren (Fig. L<sub>1</sub>). Die Chromatinkörnchen, die zuvor in deutlichen Reihen geordnet waren, gehen auseinander und verteilen sich gleichmäßig im Kern. Nachdem sich der Kern stark in die Länge gedehnt hat, schnürt er sich in der Mitte durch, worauf die Tochterkerne entstehen.

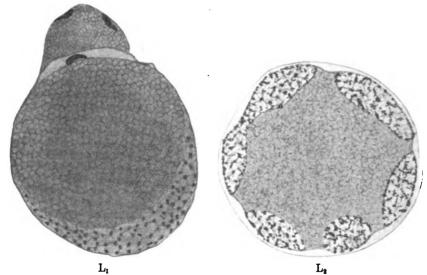


Fig.  $L_{1-2}$ . Klossia vitrina. Sporogonie; direkte Kernteilungen.  $L_1$  erste Kernteilung.

Bei den mitotischen Kernteilungen bewahren die Chromatinfasern ihre Individualität. Sie laufen zu einem bestimmten Punkt zusammen, der als Teilungszentrum dient. Darin ist jedoch wiederum kein Centriol zu konstatieren. Bei der Teilung findet, wie es scheint, eine Spaltung der Chromosomen der Länge nach statt. Diese Spaltung fängt an denjenigen Enden der Chromosomen an, die dem gemeinsamen Punkt zugekehrt sind. Die gespaltenen Enden rücken auseinander und entfernen sich, wobei in den meisten Fällen eine deutliche Spindel zustande kommt (Fig.  $M_1$ ). Bei manchen Individuen kommt es oft sogar zu Plasmastrahlungen, die am besten an EH-

Präparaten zu beobachten sind (Fig. M<sub>2</sub>). Ich gewinne den Eindruck, als ob die Spindelfasern von dem Nucleolus geliefert werden, den man in dem unmittelbar vorhergehenden Stadium neben den Chromatinfasern zu sehen bekam.

In der Regel sind die Spitzen der Teilungsspindel bedeutend stärker gefärbt, doch gelang es mir auch hier kein Centriol zu finden.

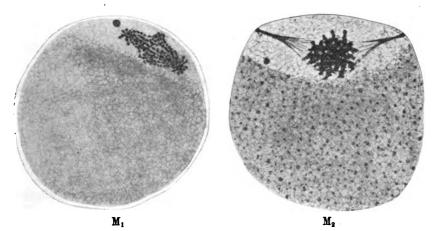


Fig. M<sub>1-2</sub>. Klossia vitrina. Sporogonie; erste Kernteilung mitotisch.

Die verschiedenen Kernbilder, die wir bei Klossia nach der Befruchtung zu sehen bekommen, sowie die erste Kernteilung erinnern lebhaft an die Bilder, die von Kunze bei Orcheobius beschrieben wurden, was auf eine nähere Verwandtschaft zwischen den beiden Gattungen hindeutet.

Die weiteren Kernteilungen vollziehen sich wiederum mitotisch oder amitotisch. In den beiden Fällen bleiben die Kerne unmittelbar unter der Kernoberfläche liegen. Oft ragen sie sogar bedeutend über dieselbe hervor (Fig.  $L_2$ ); insbesondere diejenigen Kerne, die sich direkt teilen. Bei den mitotischen Teilungen werden immer deutliche Chromosomen gebildet, von Plasmastrahlungen ist aber nichts mehr zu sehen (Fig. N).

Es werden ca. 16 Sporozoitenkerne gebildet, die sich gleichmäßig an der Oberfläche des Parasiten verteilen. Noch während der Kernvermehrung wird der Zerfall des Parasiten in Sporoblasten durch die Vorwölbung der Kerne über die Oberfläche eingeleitet. Es bilden sich dadurch Einschnürungen, die immer tiefer gegen das Zentrum eindringen und den Zerfall des Parasiten in mehrere Stücke herbeiführen; diese letzteren zerfallen ihrerseits in die definitiven

Sporoblasten. Manchmal teilt sich der Parasit frühzeitig in zwei annähernd gleiche Stücke, die sich aber nicht abrunden, sondern wie zwei Hemisphären mit ihren breiten Seiten miteinander in Berührung bleiben.



Fig. N. Klossia vitrina. Spätere Kernteilungen während der Sporogonie mitotisch.

Nach der Bildung der Sporoblasten bleibt kein Restkörper übrig. Unmittelbar nach der Bildung der Sporoblasten entstehen durch eine wiederholte Teilung vier Sporozoitenkerne in jedem Sporoblast. Reife Sporen kamen mir leider nicht zu Gesicht.

## Literaturverzeichnis.

- AWERINZBW, S. (1908): Über die Coccidien im Darm von Cerebratulus. Travaux de la soc. Imper. des Natur. d. St. Petersbourg Bd. 39 p. 320—329. (Russisch.)
- (1909 a): Studien über parasitische Protozoen. I. Die Sporenbildung von Ceratomyxa drepanosettae. Arch. f. Protistenk. Bd. 14 p. 74—112 Taf. 7—8.
- (1909 b): Studien über parasitische Protozoen. II. Lymphocytis johnstonii.
   Arch. f. Protistenk. Bd. 14 p. 334—362.
- Borgert, A. (1909): Untersuchungen über die Fortpflanzung der trypileen Radiolarien speziell von Aulacantha scolymanta. Arch. f. Protistenk. Bd. 14 p. 134—261 Taf. 11—17.
- DOBELL, C. C. (1907): Observations on the Life-history of Adelea ovata etc. Proc. of the Royal Soc. Vol. 79 p. 155—163 Taf. 2—8.
- (1909): Chromidia and the Binuclearity hypothese of a Review and a Criticism.

  Quarterly Journ. of Microscop Science Vol. 53 p. 279—326.
- GOLDSCHMIDT, R. (1901): Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 21 p. 49—140 Taf. 3—8.
- GOLDSCHMIDT, R. u. POPOFF, M. (1908): Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen und Metazoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 8 p. 321—341.
- HARTMANN, M. (1909): Polyenergide Kerne. Biolog. Centralbl. Bd. 29 p. 481—487, 491—506.
- Hartmann, M. u. Prowazek, S. v. (1907): Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. Arch. f. Protistenk. Bd. 10 p. 303—335.
- Herrwig, R. (1898): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium eichhorni. Abh. d. k. bayer. Akad. d. Wiss., II. Kl., Bd. 19 p. 1-104 Taf. 1-8.
- (1908): Über neue Probleme der Zellforschung. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1 p. 1—32. Jollos, V. (1909): Multiple Teilung und Reduktion bei Adelea ovata. Arch. f. Protistenk. Bd. 15 p. 249—262 Taf. 23—24.
- KLOSS, H. (1855): Über Parasiten der Niere von Helix. Abh. d. Senckenb. naturf. Ges. Bd. 1 p. 189—213 Taf. 15—16.
- LAVERAN, A. (1898): Sur les modes de reproduction de Klossia helicina. C. R. Soc. Biol. de Paris Sér. 10 Vol. 5 S. 1083—1086.
- Léger, L. et Dubosco, O. (1903): Recherches sur les Myriapodes de Corse et leur parasites. Arch. de Zool. expér. Sér. 4 Vol. 1 p. 307-358.
- (1909): Etudes sur la sexualité chez les Grégarines. Arch. f. Protistenk.
   Bd. 17 p. 19—134 Taf. 1—5.
- (1910): Selenococcidium intermedium et la systematique des Sporozoires.
   Arch. de Zool. expér. et gén. Vol. 5 p. 187—238 t. 1—2.
- METCALF, M. (1909): Opalina. Arch. f. Protistenk. Bd. 13 p. 195-375 Taf. 14-28.

- Moroff, Th. (1906): Untersuchungen über Coccidien. I. Adelea zonula. Arch. f. Protistenk. Bd. 8 p. 17—51 Taf. 2.
- (1908): Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregata-Arten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiologie des Zellkerns. Ibid. Bd. 11 S. 1—224 Taf. 1—11.
- (1909): Oogenetische Studien. I. Copepoden. Arch. f. Zellforsch. Bd. 2 p. 432
   493 T. 24—26.
- Nägler, K. (1909): Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 15 p. 1-53 Taf. 1-4.
- Pérez, M. (1903): Le cycle évolutif de l'Adelea mesnili. Arch. f. Protistenk. Bd. 2 p. 1-12 Taf. 1.
- Reichenow, E. (1910): Haemogregarina stepanowi. Die Entwicklungsgeschichte einer Gregarine. Arch. f. Protistenk. Bd. 20 p. 251—350 Taf. 16—19.
- Schaudinn, Fr. (1896): Über das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. Abh. d. Deutsch. Zool. Ges. zu Bonn p. 113—136.
- (1900): Untersuchungen über den Generationswechsel der Coccidien. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 13 p. 197—292 Taf. 13—16.
- (1902): Studien über krankheitserregende Protozoen. I. Cyclospora caryolitica.

  Arb. a. d. kais, Gesundheitsamte Bd. 18 p. 378-416 Taf. 13—14.
- (1904): Generations- und Wirtswechsel der Trypanosomen und Spirochäten. Ibid. p. 387—439.
- (1905): Die Befruchtung der Protozoen. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. Bd. 1.
- SIEDLECKI, M. (1905): Über die Bedeutung des Caryosoms. Bull. de l'Acad. des Sciences de Cracovie, Cl. Sc. math. nat.
- (1907): Über die Struktur und die Lebensgeschichte von Caryotropha mesnili. Ibid.

(Aus dem Königl. Institut für Infektionskrankheiten zu Berlin.)

# Parasitäre und freilebende Amöben aus Manila und Saigon und ihre Beziehungen zur Dysenterie.

Von **Eugene R. Whitmore**.

(Hierzu 3 Textfiguren.)

Die älteren Beobachter untersuchten zwar die Morphologie der im Darmkanal des Menschen vorkommenden Amöben und die mit diesen zusammenhängenden pathologischen Prozesse, sie waren jedoch nicht imstande, irgendwelche Merkmale zur Unterscheidung der verschiedenen Species von Amöben anzugeben.

Erst Schaudinn (1903) war es vorbehalten zu zeigen, wie eine Differenzierung der Amöbenarten durch das Studium der Morphologie und des Entwicklungszyklus ermöglicht wurde. Auf Grund dessen konnte Schaudinn zwei Arten parasitärer Amöben im Darmkanal des Menschen bestimmen, die Entamoeba coli, eine nicht pathogene Form, sowie die Entamoeba histolytica, eine pathogene Form, die schwere Dysenterie verursacht.

Leider veröffentlichte Schaudinn nur eine vorläufige Mitteilung, die keine Zeichnungen enthielt, und auf dieser Grundlage begann man in allen Teilen der Welt das Studium der Amöben. Auch der Kultur der Amöben wandte man sich zu und verschiedene Forscher studierten die Amöben, die sie aus verschiedenen Quellen kultivieren konnten.

Musgrave u. Clegg (1904) untersuchten Amöbenkulturen verschiedener Herkunft, einschließlich solcher aus Stühlen und der Ober-



fläche von Darmgeschwüren in Fällen von Amöbendysenterie. Sie hielten die von ihnen gezüchteten Amöben für identisch mit denjenigen, die sie im Stuhl oder in dem von Darmgeschwüren abgeschabten Material aus Dysenteriefällen gefunden hatten. Sie konnten auch durch Verfütterung solcher Kulturen das klinische Bild der Amöbendysenterie des Menschen hervorrufen, und durch rektale Injektion produzierten sie am Affen die anatomischen Läsionen der Amöbendysenterie.

Lesage (1905) züchtete eine Amöbe aus den Stühlen von Dysenteriefällen in Saigon und Toulon. Diese Amöbe hielt er für den Erreger der Dysenterie und für ähnlich oder identisch mit Entamoeba histolytica. Später (1908) hielt er diese Kulturamöben für eine neue Species (Entamoeba tropicalis), die in warmen Ländern, ähnlich wie Entamoeba coli in gemäßigten Klimaten im Darme parasitär vorkommen sollte. Nach seiner Erfahrung verursacht Ent. tropicalis keine Dysenterie.

Walker (1908) studierte die parasitären Amöben des menschlischen und tierischen Darmtraktes, indem er von den aus diesen Quellen gewonnenen Kulturen ausging.

Noc (1909) züchtete während der Beobachtung der Amöbendysenterie in Saigon eine Amöbe aus dem Trinkwasser, aus den Stühlen von Dysenteriefällen und aus dem Eiter von Leberabszessen. Diese Amöbe hielt er für identisch mit der bei mikroskopischer Untersuchung der Stühle und des Leberabszeßeiters gefundenen.

Alle diese Forscher schenkten jedoch der Morphologie der Amöben nur wenig Beachtung und berücksichtigten fast gar nicht oder ganz äußerlich den Lebenszyklus der in den Stühlen der Dysenteriepatienten gefundenen Parasiten.

HARTMANN (1908 u. 1909) und Werner (1908) bestätigten Schaudinn's Untersuchungen, und sie sowohl wie Wenyon (1907) und Nägler (1909) hielten daran fest, daß die bis dahin gezüchteten Amöben absolut nichts mit den parasitären Amöben zu tun hätten, sondern zu Limax- oder freilebenden Formen gehörten.

Craig (1908) bestätigte ebenfalls auf Grund des Studiums der Morphologie und des Lebenszyklus der Amöben im Stuhl von Dysenteriepatienten in Manila vollauf Schaudinn's Befunde der zwei Species von Amöben im Darmkanal des Menschen. Craig benutzte jedoch die Romanowsky-Färbung bei lufttrockenen Ausstrichen, und es ist bekannt, daß solche Präparate hinsichtlich der morphologischen Verhältnisse vieles zu wünschen übrig lassen.

Außerdem haben Viereck (1907) und kurze Zeit später Hartmann (1907 u. 1908) eine neue pathogene Amöbe aus dem Darmkanal des Menschen beschrieben, die durch ihre Kernstruktur und durch vierkernige Cysten charakterisiert war.

Huber (1906 u. 1909) untersuchte einen aus China stammenden Fall von Amöbendysenterie und fand außer der *Ent. histolytica*, sobald des Patienten Stuhl anfing geformt zu sein, vierkernige Cysten, was der *Ent. tetragena* entsprechen würde.

Mc Carrison (1909) fand zwei Typen von Amöben und einen amöbeiden Organismus in den Stühlen von Personen in Gilgit. Er identifizierte eine Amöbe als *Ent. coli*, was nach seinen Abbildungen auch zutrifft. Den zweiten Typus betrachtete er als wahrscheinliche *Ent. histolytica*; nach seiner Beschreibung und seinen Zeichnungen scheinen es eher veränderte Gewebszellen zu sein. Sein dritter amöbeider Organismus war augenscheinlich *Lamblia intestinalis*.

Koidzumi (1909) fand in Japan eine mit Ent. histolytica vergesellschaftete Amöbe, in leichteren Fällen von Dysenterie und sogar in Fällen bacillären Ursprungs. Er hielt sie für verschieden von der Ent. histolytica und Ent. tetragena, obgleich er bemerkt, daß sie in der cytoplasmatischen Struktur der letzteren äußerst ähnlich ist. Zur Zeit der Veröffentlichung seiner vorläufigen Mitteilung hatte er den Lebenszyklus dieser Amöbe nicht studieren können, konnte also nicht den Typus der von ihr gebildeten Cyste feststellen.

HARTMANN (1909) sagt: "CRAIG'S Bilder der vegetativen Formen sind allerdings ungenügend, und es ist nicht möglich, daran Ent. histolytica von tetragena zu unterscheiden, welch letztere er wohl ziemlich sicher ebenfalls vor sich gehabt hat." HARTMANN erklärt weiterhin, daß es nicht möglich sei, festzustellen, ob Noc es mit Ent. histolytica oder tetragena zu tun gehabt habe, aber "seine Abbildungen der vegetativen Form sprechen eher für Ent. tetragena".

Auf der Basis dieser Arbeiten wollte ich die Amöben aus Ostasien und den Philippinen an Ausstrichen von Stühlen von Dysenteriefällen und Amöbenkulturen aus verschiedenen Quellen studieren. Ich sammelte entsprechendes Material und brachte dasselbe nach Berlin, um es in Prof. Hartmann's Laboratorium im Institut für Infektionskrankheiten zu studieren. Ich möchte zunächst an dieser Stelle Herrn Prof. Hartmann für die freundlichen Anregungen meinen herzlichsten Dank aussprechen.

# Material und Untersuchungsmethoden.

Mein Material bestand aus Deckglasausstrichen von Stühlen von Patienten mit Amöbendysenterie aus Manila und Saigon; Ausstrichen von Leuten, die, ohne sicher Dysenterie gehabt zu haben, mehr oder weniger konstant Amöben im Stuhl hatten; ferner aus Amöbenkulturen verschiedener Herkunft von Manila, und zwar: Sumpfwasser 1, Leitungswasser 2, Stühle von Dysenteriepatienten 14, Eiter von Leberabszessen 1.

Die Ausstriche wurden mit Sublimatalkohol fixiert und in 70 proz. Alkohol aufbewahrt. Meine Kulturen wurden auf dem von Musgrave und Clegg empfohlenen alkalischen Agar gezüchtet. Die Präparate wurden gewöhnlich mit Heidenhain's Eisenhämatoxylin, Delafield's Hämatoxylin, Boraxkarmin und nach Giemsa mit feuchter Fixierung gefärbt.

# Morphologie der Amöben in meinem Material.

# 1. In den Ausstrichpräparaten aus den Stühlen von Dysenteriefällen.

Da mein Material aus Dysenteriestühlen aus fixierten Ausstrichen bestand, bezieht sich meine Beschreibung ausschließlich auf gefärbte Präparate.

Das in Saigon gesammelte Material war mehrere Stunden alt, und das Protoplasma hatte schon zu schrumpfen begonnen, als die Ausstriche angefertigt wurden. Doch färbte sich der Kern gut und war vollständig brauchbar zur Identifizierung der Species.

In den Ausstrichen von dem Saigonfalle und einem Fall aus Manila fanden sich nur vegetative Formen. Die Amöben des Manilafalles hatten einen Durchmesser von ungefähr 14—26  $\mu$ . Das gefärbte Präparat läßt keine Trennung in Ecto- und Endoplasma erkennen.

Das Protoplasma zeigt eine etwas undeutliche Netzstruktur und enthält zahlreiche Nahrungsvacuolen und Nahrungsreste von Bakterien und roten Blutkörperchen.

Bei den Amöben des Saigon- sowohl als auch der Manilafälle (Textfig. 1a) ist der Kern kuglig, hat eine deutliche Kernmembran und ist ziemlich reich an Chromatin. Im Zentrum findet sich ein

Caryosom mit deutlichem Centriol. Die Menge des Chromatins um das Centriol ist sehr wechselnd, und gewöhnlich ist letztere von einer deutlichen hellen Zone umgeben, die von dem Außenkern durch den ursprünglichen Caryosomrand abgegrenzt wird, der so regelmäßig ist, daß er fast einer Membran gleicht. Im Außenkern findet sich ein achromatisches Netzwerk, und das Chromatin ist sehr verschiedenartig angeordnet, als Körnchen an den Knotenpunkten der Maschen, als ziemlich regelmäßige Granularzone innerhalb der Kernmembran oder als einzelne große Schollen innerhalb der Kernmembran. Letztere Anordnung ist besonders deutlich an den Amöben des Saigonfalles zu erkennen. Es kann sich hier sehr wohl um dasselbe handeln, was Koidzumi in seiner Schilderung der Ent. nipponica erwähnt. Nach Hartmann (1908) ist dieser Kern mit seiner hellen Zone um die Centriole oder den Caryosomrest, die so deutlich durch den ursprünglichen Caryosomrand als eine Art Membran abgegrenzt ist,

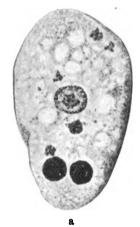




Fig. 1. Entamoeba tetragena (Viereck). Manilafälle. a vegetative Form; b fertige Cyste mit 4 Kernen. (Zeiss Apochr. Obj. 2 mm, Comp. Oc. 12. Zeichenapparat.)

außerordentlich charakteristisch für Ent. tetragena, und er hält es für möglich, tetragena von histolytica und coli einzig durch diese Kernstruktur zu differenzieren, auch wenn kein Ectoplasma vorhanden ist.

In einem anderen Falle aus Manila zeigen die vegetativen Amöben ebenfalls die soeben beschriebene Kernstruktur, wie bei den oben beschriebenen Fällen aus Manila und aus Saigon. Doch in diesem Falle hat eine Befruchtungsepidemie eingesetzt, und hier finden wir alle Stadien der Cystenbildung bis zu den vierkernigen Cysten (12—15  $\mu$  Durchmesser) mit den großen Chromidien (Textfig. 1b), was wiederum charakteristisch ist für Ent. tetragena. Es fanden sich

auch viele degenerierte Formen, wie dies nach Hartmann für das Stadium der Encystierung gewöhnlich ist, und viele von diesen Formen entsprechen sehr wohl den von Koidzumi als Schizogonie der Ent. nipponica beschriebenen Stadien.

Da Prof. Hartmann die Ent. tetragena in einer Arbeit demnächst gründlich besprechen wird, werde ich hier nicht auf dieselbe eingehen und habe mich darauf beschränkt, diejenigen Punkte hervorzuheben, die beweisen, daß ausschließlich Ent. tetragena im Stuhle der Dysenteriefälle aus Manila und Saigon vorkommt. Was in meiner vorläufigen Mitteilung für Ent. histolytica gehalten wurde, stellte sich doch noch als Ent. tetragena heraus, da eine typische Cyste gefunden wurde.

## 2. In Ausstrichen von Stühlen eines nicht dysenterischen Falles.

In Ausstrichen vom Stuhl eines Mannes aus Manila, der trotz des Fehlens von Dysenterie mehr oder weniger konstant Amöben in seinem Stuhle hatte, fand ich alle Stadien der  $Ent.\ coli.$  Die vegetativen Formen sind ungefähr  $22-28\ \mu$  (große Individuen  $35\ \mu$ ) im Durchmesser und zeigen keinerlei Differenzierung in Ectoplasma und Endoplasma im gefärbten Präparat. Das Protoplasma ähnelt dem der  $Ent.\ tetragena$ , abgesehen davon, daß keine roten Blut-

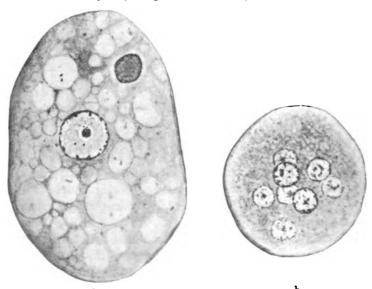


Fig. 2. Entamoeba coli (Lösch em. Schaudinn). Manilafall. a vegetative Form, b fertige Cyste mit 8 Kernen. (Zeiss Apochr. Obj. 2 mm, Comp. Oc. 12. Zeichenapparat.)

körperchen, sondern nur Bakterien in ihm enthalten sind. Auch der Kern ähnelt dem der Ent. tetragena. Das Caryosom ist gewöhnlich einfach (Textfig. 2a), doch nicht selten findet sich ein doppeltes Caryosom, was bei Ent. tetragena nie beobachtet wird. Weniger häufig ist eine etwa dreieckige Form des Caryosoms.

Nur selten kann man irgend etwas von einer cyclischen Veränderung im Caryosom erkennen, was für *Ent. tetragena* so charakteristisch ist.

Außer den vegetativen Formen fanden sich alle Stadien bis zur achtkernigen Cyste (Textfig. 2b) in demselben Präparaten.

Wir brauchen hier nicht auf die Autogamie, die vielkernigen Formen und die Cysten mit mehr als acht Kernen, die in meiner vorläufigen Mitteilung erwähnt wurden, einzugehen, da dies ausführlich in einer anderen Arbeit von Prof. HARTMANN und mir behandelt werden wird.

Keine anderen Amöben als Ent. tetragena und Ent. coli fanden sich in irgendeinem Ausstrich aus Stühlen der Manila- und Saigonfälle.

### 3. Kulturamöben.

Als ich dazu kam, die Amöben aus meinen Kulturen genauer zu studieren, fand ich, daß dieselben in ihrer Morphologie und ihrem Lebenszyklus gänzlich von denen in Ausstrichen von Stühlen abwichen. Auch untereinander zeigten diese Kulturamöben Unterschiede, so daß man sie in drei Arten trennen konnte, die sämtlich zum allgemeinen Typus der frei lebenden Amöben oder der Limax-Amöben gehören (Vahlkampf 1905, Nägler 1909). 1)

Ein Vergleich der Textfiguren 1 und 2 mit Textfigur 3 zeigt sogleich den Unterschied in der Kernstruktur der parasitären Amöben, wie sie sich im Stuhl finden, und der frei lebenden Amöben aus den Kulturen. Im Kern der Kulturamöben ist das Chromatin in einer großen, dichten Masse im Zentrum, dem Caryosom, angehäuft, wo es oft, auch bei sorgfältigster Differenzierung, unmöglich ist, irgend etwas von einem zentralen Korn (Centriol) zu erblicken. Zuweilen kann man jedoch das Chromatin am dichtesten an der Oberfläche des Caryosoms finden, während es innen lockerer ist. In diesem Falle bemerkt man auch oft ein zentrales Korn (Centriol) (Textfig. 3a).

VAHLKAMPF konnte zeigen in seinen Schnitten, daß das Chromatin an der Oberfläche des Caryosoms von A. limax dichter war.



<sup>1)</sup> Genaueres über die Morphologie und Entwicklung dieser Amöben bringt die im gleichen Heft erscheinende besondere Arbeit von mir.

Dieses Caryosom ist von einer hellen Zone, der Kernsaftzone, umgeben, die gar kein oder wenig Chromatin enthält, und keinerlei achromatisches Netzwerk oder sonstige Struktur aufweist. Im Kern der parasitären Amöben ist das Caryosom weniger dicht, man kann also die Centriole meistens sehen. Besonders verhält sich dies so bei Ent. tetragena, wo, wie oben bemerkt, die Centriole der einzig übrigbleibende Teil des Caryosoms sein können, während sich ringsherum eine helle Zone befindet, die von dem Außenkern (Kernsaftzone der Kulturamöben) durch den ursprünglichen Umriß des Caryosoms wie durch eine Membran getrennt ist. Der Außenkern zeigt ein achromatisches Netzwerk und enhält im Verhältnis zum Caryosom eine ziemlich große Menge Chromatin, das als Körnchen im Netzwerk verteilt ist und als Körnchen oder Massen an der Kernmembran entlang sich findet, die bei Ent. tetragena und Ent. coli sehr deutlich ist.





ł

Fig. 3. Kulturamöbe. Leitungswasser, Stühle und Leberabszeß, Manila. a vegetative Form; b fertige Cyste mit einem Kern. (Zeiss Apochr. Obj. 2 mm. Comp. Oc. 12. Zeichenapparat.)

Auch ein Vergleich der Cysten läßt keinen Zweisel darüber, daß die Kulturamöben sich von den parasitären unterscheiden. Die Kulturamöben bilden Cysten mit nur einem Kern (Textfig. 3b), der gewöhnlich in der Mitte der Cyste gelegen ist, während Ent. tetragena vierkernige Cysten bildet und gewöhnlich auch mehrere große Chromidien. Ent. coli bildet Cysten mit acht Kernen.

Es fragt sich nun, ob die parasitären Amöben auf künstlichem Nährboden wachsen und bei solchem Wachstum ihre Morphologie und ihren Lebenszyklus verändern. Nach Nägler und Chatton bleiben sie bezüglich ihrer vegetativen Funktionen und abgesehen von den osmotischen Verhältnissen unverändert; auch haben sie dieselbe Nahrung, nämlich Bakterien, während die generativen Funktionen sich überhaupt nicht zu verändern scheinen. Amoeba lacertae hat dieselbe Morphologie und den gleichen Lebenszyklus im Darminhalt

der Eideche, wie auf künstlichem Nährboden. Es ist also klar, daß es sich bei den Kulturamöben nicht um parasitäre Amöben unter veränderten Bedingungen handelt, sondern um verschiedene Amöben mit einer in den verschiedenen Stadien der Entwicklung abweichenden Morphologie.

Schließlich regen die Fütterungsversuche von Musgrave und Clegg zu der Frage an, ob frei lebende Amöben unter gewissen Umständen pathogen werden können. Allerdings muß diese Frage gegenwärtig unbeantwortet bleiben. Soviel läßt sich jedoch sagen, daß keine meiner Amöbenkulturen bei Körpertemperatur wuchs und auch nicht sehr gut bei Temperaturen über 26°C. Die meisten Forscher haben beobachtet, daß Kulturamöben sehr spärlich oder gar nicht bei Körpertemperatur wachsen. Wir dürfen jedoch aus diesen Angaben noch keine Schlüsse ziehen, da möglicherweise andere Umstände sich ändern können, wenn die Amöben in den menschlichen Darmkanal gelangen, so daß sie sich dort leicht bei Körpertemperatur entwickeln können.

Die vorliegende Arbeit soll zeigen, daß Ent. tetragena als Dysenterieerreger in Manila und Saigon vorkommt, wodurch Hart-Mann's Anschauung bestätigt wird. Wahrscheinlich ist Ent. tetragena der für Ostasien und die Inseln dieses Gebiets gewöhnliche Erreger der Dysenterie, während Ent. histolytica selten ist.

Alle meine Kulturamöben zeigen den Typus der frei lebenden Amöben und haben absolut nichts mit den Amöben gemeinsam, die ich in den Ausstrichen aus Dysenteriestühlen von Fällen aus Manila und Saigon gefunden habe. Es sind Amöben, die, als Cysten aufgenommen, der Wirkung der Verdauungssäfte widerstehen. Sie entwickeln sich bei Verpflanzung auf geeignete Nährböden. Im Falle der Kultur aus dem Eiter eines Leberabszesses kann ich als einzige Erklärung nur annehmen, daß die Amöbe durch Verunreinigung bei der Handhabung des Materials in letzteres hineingelangt ist.

#### Literaturverzeichnis.

- CRAIG, C. F. (1908): Studies upon the amoebae in the intestine of man. Journ. of Inf. Diseases Vol. 5.
- HARTMANN, M. (1908): Eine neue Dysenterieamöbe, Entamoeba tetragena. Arch. f. Schiffs- und Tropenhyg. Bd. 12 Beiheft 5.
- (1909): Untersuchungen über parasitische Amöben. I. Entamoeba histolytica Schaudinn. Arch. f. Protistenk. Bd. 18.
- HARTMANN, M. u. Prowazek, S. v. (1907): Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. Arch. f. Protistenk. Bd. 10.
- HUBER (1906): Diskussion. Berlin. klin. Wochenschr. Bd. 43 p. 1609.
- Huber (1909): Untersuchungen über Amöbendysenterie. Zeitschr.-f. klin. Med. Bd. 67.
- Koidzumi, M. (1909): On a new parasitic amoeba, Entamoeba nipponica, found in the intestine of Japanese. Centralbl. f. Bakt. I. Abt. Orig. Bd. 51.
- Lesage, A. (1905): Culture de l'amibe de la dysenterie des pais chauds. Ann. de l'Inst. Pasteur T. 18 n. 19.
- (1908): Note sur les Entamibes dans la dysenterie amibienne des pays chauds. Bull. de la Soc. de Path. Exotique T. 1.
- Mc Carrison, R. (1909): Amoebae in intestines in cases of goitre in Gilgit. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 53.
- Musgrave, W. E. and Clegg, M. T. (1904): Amoebas, their cultivation and etiologic significance. Bureau of Govt. habs. Manila Bull. 18.
- Nägler, K. (1909): Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.
- Noc, F. (1909): Sur la dysenterie amibienne en Cochinchine. Ann. de l'Inst. Pasteur T. 23.
- Schaudinn, F. (1903): Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. 19.
- VAHLKAMPF, E. (1905): Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Amoeba limax einschließlich der Züchtung auf künstlichen Nährböden. Arch. f. Protistenk. Bd. 5.
- Viereck, H. (1907): Studien über die in den Tropen erworbene Dysenterie. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 11 Beiheft 1.
- Walker, E. L. (1908): The parasitic amoebae of the intestinal tract of man and other animals. Journ. of Med. Res. Vol. 17.
- WENYON, C. M. (1907): Observations on the protozoa in the intestine of mice. Arch. f. Protistenk, Suppl. I.
- WERNER, H. (1908): Studien über pathogene Amöben. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 12 Beiheft 11.

(Aus dem Königl. Institut für Infektionskrankheiten zu Berlin.)

# Studien über Kulturamöben aus Manila.

Von

## Eugene R. Whitmore.

(Hierzu Tafel 3 u. 4.)

Bei den bereits vorliegenden genauen und eingehenden Beschreibungen von Kulturamöben durch Vahlkampf (1905), Nägler (1909) und v. Wasielewski und Hirschfeld (1910) brauche ich nicht auf eine allgemeine Besprechung dieser Amöben einzugehen. Ich möchte an dieser Stelle nur die verschiedenen Amöben schildern, die ich kulturell aus verschiedenen Quellen in Manila gewinnen konnte.

Wie ich in dem vorstehenden Artikel bemerkte, bestand mein Material aus Kulturen von Amöben aus Leitungswasser, Sumpfwasser, aus Stühlen von Dysenteriepatienten und dem Eiter eines Leberabszesses. Die Kulturen wurden stets auf Musgrave und Clegas (1904) alkalischem Agar bei einer Temperatur von 26° C gezogen. Ich verwandte verschiedene Bakterien — gewöhnlich Bac. typhoszes und Bac. dysenteriae (Flexner) — als Nahrungsorganismen. Um sicher zu sein, daß sich nur eine Species von Amöben in einer Kultur fand, wurde jede Kultur mit einer einzelnen Cyste begonnen, bevor sie zum Studium verwandt wurde.

Zur Fixierung benutzte ich gewöhnlich Sublimatalkohol in der üblichen Weise, daneben die von v. Wasielewski und Hirschfeld angegebene Modifikation. Pikrinsäure und Osmiumfixation wurden gleichfalls verwandt. Die Präparate wurden gewöhnlich mit Heidenhain's oder Breinl-Rosenbusch's Eisenhämatoxylin gefärbt, während Archiv für Protistenkunde. Bd. XXIII.

Digitized by Google

Delafield, Giemsa, Unna und verschiedene andere Färbmethoden zu speziellen Zwecken in Anwendung kamen.

Bei genauerem Studium konnte ich in meinen Kulturen drei Species unterscheiden, von denen zwei Amöben und eine eine Mastigamöbe betrafen.

## Amoeba limax, Subspecies M. I.

Diese Species entstammte einer Kultur aus Leitungswasser (sie wurde mir von M. Clego gegeben), einer Kultur aus dem Eiter eines Leberabszesses und aus 13 Kulturen aus Stühlen von Dysenteriefällen.

Im Ruhezustande findet man keine Trennung in Ecto- und Entoplasma. Das ganze Protoplasma erscheint angefüllt mit stark lichtbrechenden Körnchen. Der Kern ist deutlich sichtbar. Es findet sich eine große kontraktile Vacuole, die vielleicht durch Zusammenfließen von zwei oder drei Vacuolen entstanden ist. Diese Amöbe ist nicht lebhaft beweglich. Die Pseudopodien sind sehr breit, fast fächerförmig, so daß die ganze Hälfte des Randes der Amöbe von einem breiten Pseudopodium eingenommen wird, das aus hellem hyalinen Ectoplasma besteht. Der vordere Rand dieses breiten Pseudopodiums ist oft leicht gezackt. Durchschnittlich beträgt der Durchmesser dieser Amöbe etwa  $10-18~\mu$ , doch schwankt die Größe erheblich in demselben Präparate.

In gefärbten Präparaten zeigt das Protoplasma eine unregelmäßig alveoläre Struktur mit Nahrungsvacuolen, die Reste enthalten. Oft findet sich an einem Ende eine große Vacuole, die offenbar das kontraktile Element darstellt.

Der Kern ist ein Caryosomkern, dessen ganzes Chromatin meist in einem großen zentralen Caryosom angehäuft ist. Durch starke Differenzierung kann man oft bemerken, daß das Zentrum des Caryosoms nicht so dicht ist, wie die Peripherie. In diesem Falle sieht man gewöhnlich ein zentrales Körnchen (Centriol) (Fig. 1). Das Caryosom ist von einer breiten hellen Zone, der Kernsaftzone, umgeben, die kein Netzwerk enthält. Um diese Kernsaftzone findet sich eine deutliche Kernmembran, der manchmal Chromatinkörnchen eingelagert sind (Fig. 1).

Das erste Stadium der Kernteilung zeigt sich darin, daß das Caryosom locker wird, und man oft ein schmales Band quer über das Caryosom verlaufen sieht (Fig. 2), woraus zu erkennen ist, daß das Centriol sich schon geteilt hat und die Tochtercentriolen sich in der dichten Masse des Chromatins an der Oberfläche des Caryosoms verloren haben. Dann teilt sich das Caryosom und beide Hälften trennen sich, um breite Polkappen zu bilden, während zwischen beiden Hälften ein Streifen von Achromatin erscheint. Quer über der Mitte des letzteren tritt nun ein schmales körniges Band (Äquatorialplatte) auf (Fig. 3). Es findet sich keine Andeutung einer Centrodesmose. Die Äquatorialplatte teilt sich (Fig. 4), und beide Tochterplatten wandern nach den Polkappen. Darauf teilt sich die achromatische Spindel, die Kernmembran wird zwischen den beiden Tochterkernen abgeschnürt. Gewöhnlich teilt sich das Plasma sehr bald nach Vollendung der Kernteilung. Man findet also nur selten Tiere mit zwei Kernen.

Nach ungefähr 5 Tagen beginnen Cysten in den Kulturen zu erscheinen. Anfänglich sind die Cysten rund, doch in ungefähr 4 Tagen beginnen sie, eine unregelmäßige Stern- oder winklige Form anzunehmen, was unter meinen Amöben allein für diese Species charakteristisch ist. Ein sehr kleiner Teil der Cysten bleibt rund, so daß man bei einer alten Kultur den Eindruck gewinnt, daß es zwei Arten von Amöben gebe. Eine aus runden resp. eckigen Cysten angelegte Kultur zeigt jedoch ebenfalls die Mischung von runden und eckigen Cysten.

Die eckigen Cysten sind ungefähr  $12-14~\mu$  im Durchmesser. Sie besitzen eine doppelte Hülle (Fig. 5), deren äußere unregelmäßig, häufig eingerissen ist, oder sogar bei der Fixierung verloren geht. Anfangs liegt der einzelne Kern im Zentrum der Cyste. Dann erfährt er eine heteropole Teilung (Fig. 6 und 7), wobei der kleinere Kern im Zentrum der Cyste bleibt, während der größere nach der Oberfläche wandert, woselbst er resorbiert oder ausgestoßen zu werden scheint. Im letzten Stadium enthält die Cyste einen einzigen im oder nahe dem Zentrum gelegenen Kern. Dieser Zustand bleibt monatelang unverändert.

Am Kern der runden Cysten habe ich niemals irgendwelche Veränderungen beobachtet. Ich bin daher geneigt anzunehmen, daß es sich hier um Cysten handelt, die ihre Entwicklung nicht vollendet haben.

In der Kultur aus dem Eiter vom Leberabszeß enthielten viele Amöben einen parasitären Micrococcus (vgl. Nägler, 1910). Das Plasma dieser Amöben ist von Micrococcen erfüllt, und zwar liegen dieselben nicht in den Nahrungsvacuolen, sondern sind durch das ganze Plasma zerstreut. Der Kern bleibt gewöhnlich frei (Fig. 8). Bei einigen Amöben ist er jedoch vollständig verschwunden, und ein

Digitized by Google

solches Exemplar ist fast nur noch ein mit Coccen angefüllter Sack, während an anderen Stellen die Amöben geborsten sind und die Coccen zerstreut umherliegen. Man kann sie aber noch gut erkennen, da sie sich um vieles tiefer färben als die anderen Bakterien im Gesichtsfelde.

In einer Kultur aus Fäces enthielten die Amöben einen parasitären Protisten, wahrscheinlich eine Cythridiacee (s. Снаттом u. Вкорзку, 1909) (Fig. 9).

# Amoeba limax, Subspecies M. II.

Diese Species wurde aus der Kultur vom Stuhle eines Dysenteriepatienten und aus Kulturen von Sumpfwasser gewonnen.

Die Amöbe entspricht der für Species M. I gegebenen allgemeinen Beschreibung, doch sind ihre Bewegungen verschieden. Die Pseudopodien sind klein und knospenartig und können in großer Zahl an allen Seiten herausgestreckt werden, so daß das Tier etwa wie eine Maulbeere aussieht. Es gibt nur eine einzige kontraktile Vacuole. Diese Amöbe mißt  $12-18~\mu$  im Durchmesser.

An gefärbten Präparaten kann man eine sehr deutliche Kernmembran erkennen (Fig. 10). Ein Caryosom ist vorhanden, und sehr leicht bemerkt man auch ein zentrales Körnchen (Centriol) (Fig. 11).

Bei der Kernteilung teilt sich das Centriol zuerst. Gewöhnlich sieht man einen Streifen, eine Centrodesmose, quer über das Caryosoma verlaufen, während die beiden Tochtercentriolen an der Oberfläche des Caryosoma in der Masse des Chromatins halb versteckt liegen (Fig. 12). Die Spindel ist sehr häufig lang und zugespitzt, die Polkappen sind sehr klein, und eine Centrodesmose ist deutlich sichtbar, auch nach völliger Ausbildung der Äquatorialplatte (Fig. 13 u. 14).

Bei einem zweiten Typus der Kernteilung sind die Polkappen breit und dicht, eine Centrodesmose ist nicht sichtbar (Fig. 15—18) oder höchstens eine schwache Spur davon (Fig. 16).

Das letzte Stadium der Kernteilung kam mir nicht zu Gesicht, obgleich Amöben mit zwei Kernen nicht selten vorkommen (Fig. 19). Tiere mit drei Kernen sind allerdings sehr selten. Das letztere kommt, glaube ich, nur dann zustande, wenn einer der beiden Tochterkerne sich noch vor Teilung des Plasmas teilt. Fig. 22 zeigt eine Amöbe mit zwei in Teilung begriffenen Kernen. Niemals sah ich Figuren, die erkennen ließen, daß ein Kern sich gleichzeitig

in mehr als zwei Tochterkerne teilte, wie das v. Wasielewsky und Hirschfeld bei ihren Formen fanden.

Diese Amöbe encystiert sich sehr früh; nach ungefähr 4 Tagen finden sich auf der Platte keine vegetativen Formen mehr. Die Cysten sind rund und bleiben so. Ihr Durchmesser beträgt 9—10  $\mu$ . Sie besitzen eine doppelte Hülle (Fig. 20), deren äußere dick und unregelmäßig ist und gewöhnlich bei der Fixierung verschwindet. Die Cyste besitzt nur einen einzigen zentralen Kern, in dem ich als einzige Veränderung ein scheinbares Wandern von Chromatin aus dem Caryosom in die Kernsaftzone beobachten konnte. Bei älteren Cysten sieht man oft eine Zahl von Körnchen im Körper der Amöbe mitten in der Cystenwand (Fig. 21). Diese Körnchen färben sich nicht wie metachromatische Körper, noch wie Glykogen, sondern wie Chromatin, wenn auch etwas schwächer. Wahrscheinlich entsprechen sie den Chromidien der Ent. tetragena und Ent. coli.

Bei dieser Amöbe sieht man oft Massen von Plasma sich abschnüren (Fig. 23). Diese in jedem Gesichtsfeld sichtbaren Massen haben nichts mit einer Sporenbildung oder ähnlichen Prozessen zu tun, sondern gehen zugrunde.

# Trimastigamocba philippinensis n. g. n. sp.

Dieser Organismus wurde aus einer Kultur von Leitungswasser in Manila gewonnen. Er wächst gut auf Musgrave und Clegg's alkalischem Agar. Unter den gewöhnlichen Bedingungen erscheint dieses Tier als Amöbe vom Limax-Typus. Sie bewegt sich sehr lebhaft, indem sie breite zungenförmige Pseudopodien ausstreckt, und zwar in rascher Aufeinanderfolge in wechselnder Richtung. Das ganze Tier erscheint oft zu einem breiten zungenförmigen Bande ausgedehnt.

Der Durchmesser beträgt 16—18 µ in der Ruhe. Eine Trennung von Entoplasma und Ectoplasma ist nicht erkennbar, das ganze Plasma scheint von lichtbrechenden Körnchen erfüllt zu sein. Sobald das Tier ein Pseudopodium ausstreckt, hebt sich jedoch das Ectoplasma deutlich ab und bildet fast das ganze Pseudopodium.

Die kontraktile Vacuole liegt im hinteren Teile des Körpers. Gewöhnlich ist sie allein vorhanden, doch können daneben zwei oder drei kleinere Vacuolen auftreten, die dann allmählich zu einer einzigen großen Vacuole zusammenfließen. Außerdem finden sich im Plasma zahlreiche Nahrungsvacuolen, von denen viele Bakterien enthalten.



Der Kern ist im lebenden Tiere deutlich sichtbar. Bei Färbung mit Heidenhain's Hämatoxylin erscheint er als ein typischer Caryosomkern, d. h. das Chromatin ist im Zentrum zu einem großen Caryosom angehäuft, das sich intensiv und gleichmäßig färbt. Um dieses Caryosom liegt eine helle Zone — die Kernsaftzone —, welche eine wechselnde Menge von Chromatin enthält. Eine deutliche Kernmembran ist nicht sichtbar.

Die erste Andeutung einer Teilung bemerkt man im Caryosom. wo das Chromatin sich auflockert und sich an der Peripherie ansammelt. Dadurch wird die zentrale Partie des Carvosoms heller. Trotzdem habe ich niemals ein Centriol gesehen, das sich wahrscheinlich schon geteilt hat und in der dichten Masse des Chromatin am Caryosomrande entlang verborgen liegt. Ich glaube nicht, daß die Unsichtbarkeit des Centriols durch ungenügende Differenzierung bedingt ist, da ich das Caryosom durch alle Stadien bis zu völliger Entfärbung verfolgt habe, ohne jemals ein Centriol bemerken zu können. Das Caryosom verlängert sich nun und das Chromatin bildet zwei dichte Massen - die Polkappen -, während das Achromatin als homogene Masse zwischen den beiden Polkappen angeordnet ist. Darauf sammeln sich einige Körnchen quer über die Masse von Achromatin in der Mitte zwischen den beiden Polkappen, um sich hier allmählich immer stärker als Äquatorialplatte anzuhäufen (Fig. 25). Die Äquatorialplatte teilt sich in zwei Tochterplatten (Fig. 26), eine bestimmte Zahl von Chromosomen konnte ich jedoch nicht feststellen. Nach endgültiger Teilung des Kerns bleibt das Chromatin der Polkappen und das der Tochterplatten einige Zeit in den Tochterkernen von der Masse des Chromatins getrennt (Fig. 27 u. 28). Später ordnen sich die Kernelemente wieder wie früher und wir erhalten das dichte Caryosom, umgeben von der Kernsaftzone. Darauf teilt sich das Plasma (Fig. 29).

Während die oben beschriebene Promitose der gewöhnliche Teilungsmodus des Kernes ist, kann man nicht selten Abweichungen finden. So kann z. B. das Caryosom wie bei einer einfachen Teilung lediglich in zwei Teile abgeschnürt erscheinen, worauf die Teilung wie oben fortschreiten kann (Fig. 25); oder die die Äquatorialplatte bildende Masse verlängert sich nur, um schließlich abgeschnürt zu werden, wenn sie zu einer langen, beide Hälften verbindenden Faser ausgezogen worden ist (Fig. 27). Diese Art der Teilung ähnelt sehr einem von Vahlkampf für Amoeba limax beschriebenen Teilungsmodus.

Oft sieht man Amöben mit zwei Kernen (Fig. 29) und gelegentlich solche mit drei Kernen (Fig. 30), auch fand ich zweikernige

Amöben, deren einer Kern in Teilung begriffen war. Die meisten dreikernigen Amöben entstehen meiner Ansicht nach auf diese Weise, denn niemals bemerkte ich, daß ein einziger Kern sich in mehr als zwei Tochterkerne teilte, wie das Wasielewski und Hirschfeld bei ihren Formen gefunden haben.

Auf festem Nährboden erscheinen nach ungefähr 3-5 Tagen stark lichtbrechende Cysten unter den vegetativen Formen. Diese Cysten sind, abgesehen von den unten angegebenen Abweichungen, rund oder oval und messen etwa 8-12:13-14 u. Die Cystenwand setzt sich aus zwei Schichten zusammen, deren äußere bei der Fixierung gewöhnlich verloren geht. Im Innern, die Cyste nicht ganz ausfüllend, befindet sich das Tier mit seinem einzigen zentralen Es handelt sich hier nur um eine Dauercyste (Fig. 31). Kern. Einige junge Cysten enthalten Körnchen, die ihrem Aussehen und ihrer Färbbarkeit nach den Körnchen ähneln, von denen bei den Cysten der Amoeba limax, Subspecies M. II die Rede war. Beiden kommt, glaube ich, dieselbe Bedeutung zu. In etwa 9 Tage alten Kulturen sieht man viele ovale Cysten, welche aussehen, als sei die Hülle tief gefaltet, wodurch der Eindruck entsteht, als befinde sich eine Vacuole im Innern der Cyste (Fig. 32). In älteren Kulturen finden sich diese ovalen Cysten nicht, sondern nur die oben beschriebenen runden Cysten, und diese bleiben monatelang unverändert.

Bei Ubertragung auf geeignete Nährböden reißt die Cystenwand ein und eine einzige Amöbe entschlüpft. In gefärbten Präparaten sieht man oft Tiere den Cysten entschlüpfen, wobei es den Anschein hat, als ob eine Teilung stattfinde. Zwei Massen von Protoplasma liegen an entgegengesetzten Seiten der Cystenmembran und der Kern scheint in Teilung begriffen zu sein, wobei eine lange Centrodesmosis die beiden Tochterkerne verbindet (Fig. 33 u. 34).

Als eine Copulation kann man dies kaum ansehen, da in diesem Falle keine Centrodesmosis vorhanden wäre. Ich hielt die später zu besprechende Geißel für einen Rest dieser Centrodesmose, doch scheint dies, wie wir unten sehen werden, unmöglich zu sein. Als ich diese Einzelheiten am lebenden Organismus zu studieren versuchte, sah ich Organismen aus einer Cyste nach zwei Richtungen herausschlüpfen, die dasselbe Bild wie in Fig. 34 gaben. Plötzlich aber zog sich das Plasma an einer Seite zurück und das Tier entkam schnell von der anderen Seite als eine einzige Amöbe. Irgendeine Veränderung am Kern konnte ich nicht feststellen. Ich weiß daher nicht, was die Figg. 33 u. 34 bedeuten, und es bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten, dies aufzuklären.

Ich untersuchte alle meine Kulturen auf die Schwimmformen von Wasielewski und Hirschfeld (1909 u. 1910). Aber nur in der Kultur dieses Tieres entwickelten sich solche Formen. Ich verwandte Kulturen, die 2-3 Tage alt waren und eine große Menge von Cysten enthielten. Ich untersuchte auch ältere Kulturen von 6. 9, 19 und 43 Tagen, in jedem Falle war das Resultat das gleiche. nach etwa 4 Stunden waren keine Cysten mehr sichtbar, sondern nur Schwimmformen und amöboide Gebilde. Bei Anwendung von destilliertem Wasser, Leitungswasser, Leitungswasser mit einer Spur Kochsalz, Leitungswasser mit einer geringen Menge gewöhnlicher Bouillon und Eiweißwasser, konnte ich keinen zeitlichen Unterschied in der Entwicklung der Schwimmformen feststellen, ebenso keinen Unterschied in der Zahl der Schwimmformen nach einer bestimmten Zeit. Ich fand, daß man, um Schwimmformen zu erhalten, nur einige Kubikzentimeter Leitungswasser auf die Oberfläche der Agarkulturen zu bringen brauchte. Nach 1 Stunde ist noch keine deutliche Veränderung sichtbar, nach 2 Stunden aber treten Schwimmformen auf, bis sie nach Ablauf von 4 Stunden sehr zahlreich sind, Cysten ganz fehlen und nur vegetative Tiere und Geißelformen erscheinen.

Nach Ablauf von 20 Stunden sind dagegen alle Individuen zur amöboiden Form zurückgekehrt, wie sie in Fig. 24 dargestellt sind. Nur im Eiweißwasser bleiben die Flagellaten-Stadien noch länger erhalten, wie unten erwähnt.

Zwischen Objektträger und Deckgläschen schwimmen sie einige Zeit lebhaft umher, bis sie in ihrer Lebhaftigkeit nachlassen und sich abrunden. Man sieht dann die kräftig schlagenden Geißeln am vorderen Ende, den Kern in der vorderen Hälfte des Körpers und die kontraktile Vacuole am hinteren Ende. Plötzlich scheint sich das Tier an das Glas anzuheften, ein breites Pseudopodium wird an der einen Seite herausgestreckt, darauf an der anderen Seite, und schließlich bewegt sich das Tier wieder lebhaft wie eine Amöbe. Man kann die Geißeln einige Zeitlang sehen, bis sie plötzlich verschwindet. Das Tier sieht dann wie eine echte Amöbe aus. Obgleich ich das Verschwinden der Geißel beobachtet habe, kann ich über das Schicksal derselben nichts aussagen.

Am lebenden Organismus ist der Körper lang, oval, hinten gewöhnlich breiter als vorn. Eine kontraktile Vacuole ist am hinteren Ende deutlich sichtbar. Der Kern ist gewöhnlich in der vorderen Hälfte des Körpers sichtbar. Vom vorderen Ende entspringen drei lange und schlanke Geißeln, von denen zwei nach vorn gerichtet sind, während eine als Schleppgeißel nach hinten zeigt. Weitere Einzelheiten der Struktur lassen sich am lebenden Organismus nicht feststellen.

Es war sehr leicht, Dauerpräparate dieser Geißelformen herzustellen, indem man eine Öse der Aufschwemmung mit einer Öse Eiweißwasser auf einem Deckgläschen mischte und die Ausstriche auf gewöhnliche Weise mit Sublimatalkohol oder Flemming's Lösung fixierte. Der einfachste Weg ist jedoch der, die Aufschwemmung in Eiweißwasser zu machen und davon direkt nach 5—7 Stunden, d. h. wenn viele Geißelformen vorhanden sind, Präparate anzufertigen. Die Präparate wurden mit Eisenhämatoxylin nach Heidenham oder nach der Modifikation von Breinl-Rosenbusch gefärbt.

Nach  $^3/_4$ — $1^1/_4$  Stunden enthalten die Aufschwemmungen keine Geißelformen und Präparate hiervon zeigen nur noch Cysten und vegetative amöboide Organismen.

Nach 2 Stunden finden sich einige Geißelformen in den Aufschwemmungen. Zu diesem Zeitpunkte sind nun die Präparate sehr instruktiv. Viele Tiere sind aus den Cysten ausgeschlüpft oder sind gerade im Begriff, dies zu tun, und hier kann man besonders deutlich die oben beschriebene Art des Ausschlüpfens studieren. Die Zahl der vegetativen Formen hat bedeutend zugenommen und bei vielen dieser Tiere befindet sich der Kern in Teilung. Es scheint sich hier um den gewöhnlichen für dieses Tier oben beschriebenen Teilungsmodus zu handeln. Oft bemerkt man Tiere mit zwei Kernen von annähernd der gleichen Größe, und der ganze Prozeß scheint ausschließlich mit der Vermehrung der Tiere zusammenzuhängen.

Außerdem findet sich noch eine große Anzahl von Tieren, bei denen der Kern eine eigenartige Form der Teilung eingeht, wenn man dies noch eine Teilung nennen kann. Hier scheint nun die Erklärung für den Ursprung der Geißel gegeben zu sein. Zuerst verlängert sich das Caryosom, wobei der eine Pol viel spitzer wird als der andere (Fig. 35). Dann beginnt der kleinere Pol des Caryosoms sich abzuschnüren (Fig. 36) und nach vollendeter Abschnürung liegt ein kleines Körnchen in der Kernsaftzone neben dem Caryosom (Fig. 37). Bei vielen Tieren sieht man ein ähnliches Körnchen an verschiedenen Stellen im Plasma liegen, von der unmittelbaren Nähe des Kerns bis dicht an die Oberfläche des Plasmas (Fig. 38 u. 39). Niemals bemerkte ich eine Verbindung zwischen dem Kern und dem erwähnten Körnchen. Ich vermag daher nicht ganz sicher zu sagen, ob es das Körnchen ist, das ich sich vom Caryosom abschnüren sah, doch glaube ich dies annehmen zu dürfen. Und ferner vermute ich,

daß es sich nach der Oberfläche zu bewegt, um dort durch wiederholte Teilungen die basalen Körnchen zu bilden, und daß diese wiederum durch Teilung zur Geißel führen. Wie ich später zeigen werde, besteht zuweilen eine fibrilläre Verbindung (Rhizoplast) zwischen dem Kern und den basalen Körnchen. Dies ist jedoch ein unwesentlicher Teil der Struktur und meistens nicht vorhanden.

Durch die Beobachtung der lebenden Organismen in der Aufschwemmung hoffte ich, über die Bildungsweise der Geißel Aufschluß bekommen zu können. Aber selbst bei starker Abblendung konnte ich Geißelformen nicht sich bilden sehen. Das Tier schlüpfte aus der Cyste, bewegte sich eine Zeitlang wie eine gewöhnliche Amöbe, um sich dann wieder ohne Geißelbildung zu encystieren. In nach Wasielewski und Hirschfeld fixierten Präparaten ist eine derartige Abschnürung einer kleinen Masse vom Caryosom sehr gewöhnlich. Wahrscheinlich stellt es den Anfang eines Geißelstadiums dar wegen der Ansammlung einer Wasserschicht unter dem auf der Oberfläche des Agars liegenden Deckgläschen. Es ist durchaus verschieden von dem von diesen Autoren erwähnten Randkörper.

Nach 5 Stunden enthält die Aufschwemmung viele Geißelformen, zahlreiche amöboide Individuen und fast gar keine Cysten. Die zu dieser Zeit angefertigten Präparate liefern ein reiches Material zum Studium der vollentwickelten Geißelform (Fig. 40—45).

Die Geißelformen sind lang und oval, hinten gewöhnlich breiter als vorn. Sie sind etwa  $16-22~\mu$  lang und  $6^1,_2-8~\mu$  breit an der breitesten Stelle. Das Plasma ist undeutlich alveolär und enthält eine große Menge von Körnchen, jedoch fast gar keine Nahrungsteilchen. Nicht selten liegt eine große Vacuole im hinteren Teil (Fig. 42), die wahrscheinlich die kontraktile Vacuole darstellt.

In der vorderen Hälfte des Körpers liegt der Kern mit seinem dichten Caryosom und der breiten Kernsaftzone und einer erheblichen Menge vom Außenchromatin. Vom vorderen Ende entspringen drei Geißeln von annähernd gleicher Länge. Meist sind zwei Geißeln nach vorn gerichtet, während eine nach hinten schaut (Fig. 44) und wahrscheinlich die am lebenden Tiere sichtbare Schleppgeißel darstellt. Daß diese Geißeln von den am vorderen Ende des Plasmas dicht an der Oberfläche gelegenen Basalkörnchen entspringen, ist deutlich sichtbar. Zuweilen sind drei Basalkörnchen erkennbar, eines für jede Geißel (Fig. 44). Da sie jedoch in Gestalt eines Dreiecks, das wir von der Seite sehen, angeordnet sind, sehen wir gewöhnlich nur zwei. Eine Verbindung zwischen diesen Basalkörnchen und dem Kern ist gewöhnlich nicht erkennbar. Nicht selten aber

erblickt man einen zwischen dem Caryosom und den Basalkörnchen verlaufenden Rhizoplasten, der entweder zerrissen ist oder sich im Zustande der Degeneration befindet. Man sieht also nur einen Rest desselben, der vom Caryosom nach vorn verläuft und in ein Körnchen im Plasma endet (Fig. 41). Der Rest kann auch nach hinten verlaufen und im Plasma enden (Fig. 42), oder aber man sieht Bilder in denen der Rhizoplast fast intakt vom Caryosom zu den Basalkörnchen verläuft (Fig. 40 u. 43). Dieser Rhizoplast lehrt, daß der Bewegungsapparat aus dem Kerne stammt, und er bestätigt in hohem Maße meine oben geäußerte Annahme, wonach das vom Caryosom abgeschnürte Körnchen sich vom Kern fortbewegt und schließlich den Bewegungsapparat bildet. Die Tatsache jedoch, daß der Rhizoplast gewöhnlich fehlt, und daß, wenn er vorhanden ist, er sich im Zustande der Degeneration befindet, beweist, daß es sich nicht um einen wesentlichen Teil der Struktur handelt.

Betrachten wir diejenigen Formen, wie sie aus den Cysten schlüpfen (Fig. 33 u. 34), so könnten der Rhizoplast und eine einzige Geißel auf obige Weise gebildet werden; drei Basalkörnchen mit drei Geißeln könnten jedoch, soviel wir heute wissen, nicht entstehen.

Wie oben angegeben, enthält die Aufschwemmung nach etwa 20 Stunden keine Geißelformen mehr, sondern nur amöboide Formen und Cysten. Es erhebt sich nun die Frage, ob wir es hier mit Copulationscysten oder mit irgendwelchen anderen als den gewöhnlich auf Agarplatten gebildeten Cysten zu tun haben. Doch die Untersuchung ergibt, daß nur die beiden Formen von Cysten, wie sie in Fig. 31 u. 32 dargestellt sind, in der Aufschwemmung vorkommen, und daß die amöboiden Formen dieselben einkernigen Gebilde sind, wie sie auf Agarplatten vorkommen (Fig. 1).

Die nächste Frage war, ob man die Dauer des Geißelstadiums verlängern und eine Vermehrung in diesem Zustand erzielen könnte, wenn die geeignete Nahrung in einem flüssigen Medium zugeführt würde. Dementsprechend wurden Kulturen aus einer an Geißelformen reichen Aufschwemmung und auch aus einer gewöhnlichen Kultur encystierter Individuen angesetzt. Als Medium wurde Musgrave und Clegg's alkalischer Agar unter Zusatz von etwas Eiweißwasser verwandt, wie dies für die Kultivierung von Prowazekia asiatica verwandt wird. Ebenso wurde gekochtes Leitungswasser und eine kleine Menge gewöhnlicher Bouillon zugefügt, wie dies geschehen war, um Amöbenkulturen aus Wasser zu erlangen. Wie oben bemerkt, bersten die Cysten, und nach 3—5 Stunden euthalten

die Nährböden viele Geißelformen, einige amöboide Formen und fast gar keine Cysten. Die Geißelformen scheinen in Eiweißwasser am längsten auszudauern, denn nach 24 Stunden findet sich noch immer eine beträchtliche Menge derselben vor. Einmal fand ich eine einzelne Geißelform in einer 3 Tage alten Eiweißwasserkultur, doch am nächsten Tage waren nur gewöhnliche Cysten vorhanden (Fig. 31 u. 32).

Zeichen einer Vermehrung fanden sich niemals im Geißelstadium, ebensowenig Andeutungen einer Copulation, einer Bildung von Plasmodien oder Sporogonie.

Ich bin daher geneigt anzunehmen, daß die Geißelformen nur von den encystierten Organismen herstammen, obwohl sich Bestimmtes hierüber nicht sagen läßt. Augenscheinlich nimmt das Tier nach dem Ausschlüpfen aus der Cyste die Geißelform an, kehrt nach einigen Stunden zur amöboiden Form zurück, vermehrt sich durch Teilung, um sich dann wieder zu encystieren. Bei Verpflanzung auf frische Nährböden wiederholt sich derselbe Prozeß.

Der hier beschriebene amöboide Organismus wird wegen seiner Fähigkeit der Geißelbildung am besten bei den Rhistomastigina eingereiht. Da wir bei dieser Flagellatenordnung bisher nur ein- und zweigeißelige Formen antreffen, so erscheint es notwendig, für ihn eine neue Gattung aufzustellen, wofür ich den Namen Trimastigamoeba vorschlage.

Zum Schluß möchte ich mit Wasielewski und Hirschfeld betonen, daß alle Amöbenkulturen auf das Geißelstadium untersucht werden sollten.

Alle meine Kulturamöben, gleichgültig von welcher Quelle sie stammten, sind vom freilebenden Typus und haben nichts mit den parasitären Amöben gemeinsam.

Da meine Kulturamöben mit den von Musgrave und Clegg (1904) (eine meiner Kulturen wurde mir von Herr Clegg gegeben), von Lesage (1905), Walker (1908) und Noc (1909) im Typus identisch sind, muß ich zu dem Schluß kommen, daß alle diese Autoren frei lebende Amöben beschrieben haben, die mit den verschiedenen parasitären Formen, mit denen jene Autoren sie identifizierten, nichts zu tun hatten. Bei der von einigen Autoren (Noc, Walker) beschriebenen Sporenbildung handelt es sich augenscheinlich um Parasiten (Fig. 9), oder um Abschnürung von Protoplasmamassen (Fig. 23), oder aber um den Übergang von Chromatinkörnchen aus dem Kern in das Plasma (Fig. 21).

Da Craig (1908), Mc Carrison (1910) und ich gezeigt haben, daß Ent. coli im Darmkanal des Menschen in den östlichen Tropen vorkommt, kann ich nicht mit Lesage (1908) darin übereinstimmen, daß Ent. coli im Darmkanal des Menschen in den gemäßigten Klimaten parasitär ist, und daß eine andere Amöbe, die er Ent. tropicalis nennt, parasitär im Darmkanal des Menschen in den Tropen vorkommt. Seine züchtbare Ent. tropicalis ist sicherlich eine freilebende Amöbe und hat nichts zu tun mit den parasitären Amöben im menschlichen Darm.

## Literaturverzeichnis.

- CRAIG, C. F. (1908): Studies upon the amoebae in the intestine of man. Journ. of Inf. Diseases Vol. 5.
- DANGEARD, P. A. (1910): Études sur le development et la structure des organismes inférieurs. Le Botaniste 11 série.
- LESAGE, A. (1905): Culture de l'amibe de la dysenterie des pays chauds. Ann. de l'Inst. Pasteur T. 18 et 19.
- (1908): Note sur les Entamibes dans la dysenterie amibienne des pays chauds.
   Bull. de la Soc. de Path. Exotique T. 1.
- McCarrison, R. (1909): Amoebae in intestines in cases of goitre in Gilgit. Quart. Journ, micr. Sc. Vol. 53
- Musgrave, W. E. and Clegg, M. T. (1904): Amoebas, their cultivation and etiologic significance. Bureau of Govt. Labs., Manila, Bull. 18.
- Nägler, K. (1909): Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.
- (1910): Fakultativ parasitische Micrococcen in Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 19.
- Noc, F. (1909): Sur la dysenterie amibienne en Cochinchine. Ann. d. l'Inst. Pasteur T. 23.
- VAHLKAMPF, E. (1905): Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Amoeba limax einschließlich der Züchtung auf künstlichen Nährböden. Arch. für Protistenk. Bd. 5.
- Walker, E. L. (1908): The parasitic amoebae of the intestinal tract of man. Journ. of Med. Research. Vol. 17.
- Wasielewski, Th. v. u. Hirschfeld, L. (1909): Zur Technik der Amöbenuntersuchung. Hyg. Rundschau Bd. 19.
- (1910): Untersuchungen über Kulturamöben. Abhandl. der Heidelberger Akademie der Wissenschaften. Abhandl. 1.

## Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren sind mit Hilfe des Abbe'schen Zeichenapparates in Höhe des Objekttisches nach mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten entworfen. Vergr. Zeiss Apochr. Obj. 2 mm, Comp. Oc. 12.

#### Tafel 3.

## Fig. 1-9. Amoeba limax. Subspecies M. I.

- Fig. 1. Vegetative Form mit Centriol inmitten eines dichten Caryosoms. Etwas Außenchromatin an der Kernmembran.
- Fig. 2. Beginnende Teilung. Das Centriol ist geteilt. Die Centrodesmose erstreckt sich über das Caryosom, während die beiden Tochtercentriolen an der Oberfläche des Caryosoms liegen.
- Fig. 3. Das Caryosom hat sich unter Bildung zweier breiter Polkappen geteilt. Die Äquatorialplatte liegt in der Mitte der Masse von Achromatin zwischen den beiden Polkappen.
  - Fig. 4. Die Äquatorialplatte hat sich geteilt.
  - Fig. 5. Gewöhnliche Cyste.
  - Fig. 6. Heteropole Teilung des Kernes einer Cyste.
  - Fig. 7. Teilung des Caryosoms vollendet.
  - Fig. 8. Amöbe mit parasitären Coccen gefüllt.
  - Fig. 9. Amöbe mit parasitären Protisten (Cythridiaceen).

## Fig. 10-23. Amoeba limax. Subspecies M. II.

- Fig. 10. Vegetative Form mit dichtem Caryosom und deutlicher Kernmembran.
- Fig. 11. Vegetative Form. Ein zentrales Körnchen (Centriol) ist im Caryosom sichtbar.
- Fig. 12. Beginnende Teilung. Die Centrodesmose erstreckt sich über das Caryosom, während die Tochtercentriolen an der Oberfläche des Caryosoms liegen.
  - Fig. 13 u. 14. Kernteilung mit Centrodesmose und Äquatorialplatte.
  - Fig. 15. Beginn des zweiten Typus der Kernteilung. Centriol schon geteilt,
  - Fig. 16. Breite Polplatten mit Resten von Centrodesmose.
  - Fig. 17. Äquatorialplatte schon gebildet.
  - Fig. 18. Breite Äquatorialplatte. Polplatten sehr klein.
  - Fig. 19. Kernteilung vollendet.
  - Fig. 20. Gewöhnliche Cyste mit doppelter Hülle.
- Fig. 21. Cyste, bei der die Abstoßung von Chromatin vom Caryosom sichtbar ist. Körnchen im Plasma.
  - Fig. 22. Amöbe mit zwei Kernen, beide in Teilung begriffen.
- Fig. 23. Abschnürung einer Masse von Plasma von einer Amöbe. Oberhalb befindet sich eine Plasmamasse, die von einer Amöbe abgeschnürt wurde.

#### . Tafel 4.

Fig. 24-45. Trimastigamoeba phillipinensis n. g., n. sp.

Fig. 24. Vegetative Form mit vielen Bakterien in Nahrungsvacuolen.

Fig. 25. Beginnende Teilung. Polkappen noch durch eine Brücke vereinigt. Äquatorialplatte gebildet.

Fig. 26. Äquatorialplatte geteilt.

Fig. 27. Die die Äquatorialplatte bildende Masse teilt sich durch Streckung. Eine Centrodesmose verbindet noch beide Hälften.

Fig. 28. Polkappen und Elemente der Äquatorialplatte bleiben einige Zeit in den Tochterkernen getrennt.

Fig. 29 u. 30. Vegetative Formen mit zwei und drei Kernen.

Fig. 31. Gewöhnliche Cyste.

Fig. 32. Cyste mit eingestülpter Hülle.

Fig. 33 u. 34. Aus der Cyste entschlüpfende Tiere. Fig. 35 u. 36. Ein Korn wird vom Caryosom abgeschnürt.

Fig. 37-39. Das Korn ist abgeschnürt und liegt an verschiedenen Stellen im Plasma.

Fig. 40-43. Geißelformen mit Überresten von Rhizoplasten zwischen Caryosom und Basalkörnchen. In Fig. 43 ist die Kernsaftzone vorn offen.

Fig. 44. Die drei Geißeln entspringen von drei Basalkörnchen.

Fig. 45. Tier mit vier Geißeln. Dasselbe läßt erkennen, wie leicht die Geißelform Pseudopodien aussendet und lebhaft amöboid wird.

In Fig. 39-45 zeigt sich das Außenchromatin sehr deutlich, was, zum Teil wenigstens, auf schwache Differenzierung zurückzuführen ist.

(Von einer Reise nach der Südsee und Niederl. Indien des Dr. Leber und Dr. v. Prowazek.)

IV.

# Zur Kenntnis der Flagellaten des Darmtraktus.

Von

S. v. Prowazek (Hamburg).

(Hierzu 16 Textfiguren.)

Während eines siebenmonatlichen Aufenthaltes in Samoa (Upolu, Sawaii und Manono) besaß ich sehr oft Gelegenheit, die Entozoen des Darmtraktus der Samoaner aus den verschiedensten Teilen des Inselgebietes genauer zu untersuchen und fand hier sehr häufig parasitische Flagellaten. Vorwiegend gehörten sie dem Genus Trichomonas Donnè an und ich konnte bei dieser Gelegenheit meine früher bereits mitgeteilten immerhin fragmentarischen Trichomonasstudien ergänzen.

Trichomonaden sind in Samoa besonders häufig bei mangelhafter Säureausscheidung hauptsächlich bei Frauen beobachtet worden, dagegen scheint der Gallengehalt der Stühle sie in keiner deutlich wahrnehmbaren Weise zu beeinflussen. Trichomonas-Cysten wurden in Fettstühlen mit zahllosen Fettsäurekristallen und spärlichen Neutralfetttropfen gefunden, wobei die Faeces kein Hydrobilirubin enthielten und auch das Urobilin samt seinen Vorstufen im Harn fehlte. Andererseits kamen Trichomonaden auch in Stühlen vor, die nach Auszug mit Alkohol und einigen Tropfen Essigsäure in dem Filtrat, dem ein Tropfen Chlorzinklösung und etwas Ammoniak

zugesetzt wurde, reichlich Hydrobilirubin enthielten, was bereits die schöne grüne Fluoreszenz des Filtrates anzeigte.

Die Trichomonaden besaßen einen deutlichen Basalkörperapparat, der durch eine Fibrille mit dem Caryosom des Kernes in Zusammenhang stand und von dem aus nach vorn die oft basalwärts anklebenden Geißeln ausgingen. Die Trichomonas-Form wird durch den schwer sichtbaren Achsenstab bestimmt, der gleichfalls von den Basalkörpern ausgeht und während der Teilung unsichtbar wird (Münchner med. Wochenschrift, 1908). Der Kern ist eiförmig und enthält ein oft etwas exzentrisch liegendes Caryosom. Sehr häufig sind die von May, Künstler, Roos, Schürmayer, van Emden, Bohne, Galli-Valerio, Schaudinn, Hartmann, Ucke und Bensen beschriebenen Cysten beobachtet worden, die neben einer eigentlichen Cystenmembran anfangs noch mit einer Schleimhülle ausgestattet sind.

Die Encystierung besitzt bei den Trichomonaden doppelten Zweck. In der Mehrzahl der Fälle, besonders bei der in Samoa häufigen chronischen Obstipation wird keine derbe Cystenmembran abgeschieden und die Cyste selbst kann sich noch in zwei Teile teilen (Fig. 4). Die Encystierung hat also in diesem Falle allein die Aufgabe, die Vermehrung unter ungünstigen Verhältnissen (Vermehrungscysten) zu vermitteln. In selteneren Fällen wird dagegen eine der be Cystenmembran abgeschieden, der Kern teilt sich in zwei Teile, die aber jetzt je einen bald degenerierenden Reduktionskörper durch eine Art von Spaltung abstoßen (Fig. 1 u. 2). Solche der Reduktion unterliegende Kerne unterscheiden sich wesentlich von den einfach sich teilenden Kernen der Vermehrungscysten, wie aus den mit dem Zeichenapparat entworfenen Fig. 1 und 2 sowie 3 (gew. Vermehrung) hervorgeht. Nach der Reduktion nähern sich die Kerne wiederum einander und verschmelzen zu einem Syncaryon. Sind bei der einfachen Vermehrung den Vermehrungscysten die exzentrisch liegenden Caryosome einander opponiert, so liegen sie vor der Syncaryonbildung auf der einander zugekehrten Seite. Diese Art von Cysten soll im Gegensatz zu den Vermehrungscysten als Autogamiecysten bezeichnet werden. Es schreitet zwar in diesem Falle eine einzige Zelle zur geschlechtlichen Fortpflanzung, ihrem Kerne ist aber, wie auch das Verhalten der Vermehrungscysten (Fig. 4) anzeigt, in einem gewissen Sinne eine sexuelle Differenzierung bereits induziert. Die Existenz von zwei Arten von Cysten deutet auf einen durch

Archiv für Protistenkunde. Bd. XXIII.

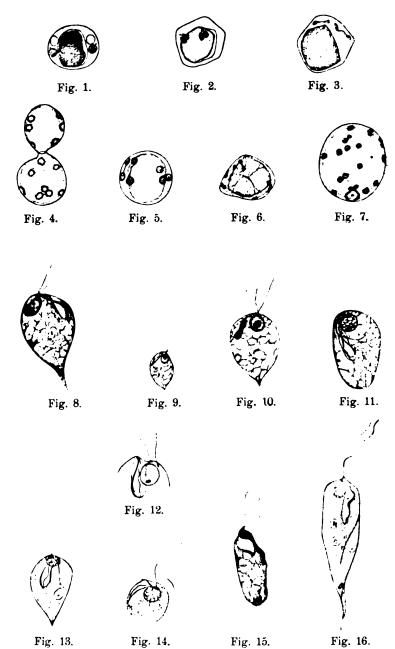


Fig. 1-15 wurden mit dem Zeichenapparat entworfen; Fig. 1-6, 14 u. 15 mit Ocular 6, hom. Immers.; Fig. 9 Oc. 4; Fig. 7, 8, 10 u. 13 Oc. 8; Fig. 11 Oc. 12. Fig. 1 Cyste von Trichomonas; Fig. 2 Autogamiecyste; Fig. 3-7 Vermehrungscysten; Fig. 8 Trichomonas nov. mit kurzer Membran; Fig. 9-16 Fanapepea intestinalis.

die Außenwelt bedingten Saisondimorphismus hin, der bei den Protozoen keine unbekannte Erscheinung ist.

Später teilen sich die Kerne in den Cysten in beiden Fällen (Fig. 3, 4—6) mehrfach auf und hängen vielfach noch durch ein verzweigtes, peripheres Fibrillennetz miteinander zusammen (Fig. 6). Je nach dem Grade der Eisenhämatoxylindifferenzierung konnte öfters ein Caryosom nachgewiesen werden (Fig. 5), dagegen konnte ich mich nicht in allen Fällen von einer Kontinuität des Blepharoplasts überzeugen, womit dieselbe allerdings nicht geleugnet werden soll (Fig. 1, 2, 4). In einem Fall wurde unter den vielen kleinen Cystenkernen ein großer Kern beobachtet, der vielleicht aus einer Verschmelzung von zwei Kernen hervorging (Fig. 7).

Neben den gewöhnlichen, vielfach beschriebenen Trichomonaden wurde einmal eine *Trichomonas*-Art mit einer kurzen undulierenden Membran gefunden, die phylogenetisch zu der folgenden neuen Flagellatenart führt (Fig. 8).

# Fanapepea intestinalis nov. gen. nov. spec.<sup>1</sup>) (Fig. 9-16).

Vergesellschaftet mit Necator americ., Ascaris, Trichocephalus und Entamoeba Williamsi wurde ein Flagellat gefunden, der schlanker und schmäler gebaut war als Trichomonas intestinalis, vor allem aber einen langen Caudalfortsatz besaß, in dem oft 1-2 längliche, lichtbrechende Granulationen sichtbar waren (Fig. 16). Der Körper ist nach der einen Seite derart gedreht, als ob ein spiralig verlaufendes Rostrum dem flüssigen Plasma diese eigenartige Form verleihen würde. Von zwei kleinen, schwer sichtbaren Basalkörpern verlaufen zwei Geißeln, der bläschenförmige, meist chromatinarme Kern ist terminal gelegen und besitzt seitlich ein kleines Carvosom. Bei der Präparation wird die Torsion des Körpers, der von einer Pellicula bedeckt ist, undeutlich. Besonders charakteristisch für diesen Flagellaten ist das geräumige, sackförmige Vestibulum, das seitlich durch eine Leiste (Figg. 11-13) gestützt wird und in dem von einem dritten Basalkorn aus (Fig. 12) eine kurze intravestibulare undulierende Membran verläuft. deutungen von anderen Fibrillensystemen, die nicht immer deutlich ausgebildet sind, wurden in Figg. 13 und 14 verzeichnet. Nahrung wird in Vacuolen aufgenommen (Fig. 16). Encystierung und einzelne Stadien der Längsteilung sind gleichfalls beobachtet worden (Fig. 15).

<sup>1)</sup> Nach der Taupo Fanapepa von Satupaitea.

Zuerst sah ich im Jahre 1903 diesen Flagellaten im Darm eines Hundsaffen und fand ihn wieder bei Ankylostomauntersuchungen in Sawaii (Satupaitea, Matautu). Er verschwindet meistens nach einer Thymolkur  $(4 \times 2 \ g)$  aus dem Darmtraktus, nur in einem Falle, wo auch Cysten gefunden worden sind, erwies er sich als besonders widerstandsfähig.

Diese Flagellatenform deutet daraufhin, daß die undulierende Membran der Trichomonaden phylogenetisch anders abzuleiten ist als die undulierende Membran der Trypanosomen, die infolge der morphogenen Funktion der Randfibrille nur eine Art von Periplastlamelle darstellt und bei der Bewegung als Antagonist zu den Körperkontraktionen eine Rolle spielt. Die undulierende Membran der Trichomonaden stand dagegen ursprünglich als ein und Lippenorganell direkt Strudelim Dienste Nahrungsaufnahme und trat erst mit einer sekundären Verbreiterung des Vestibulums und einer späteren Ummodifizierung des Mundspaltes auch in den Dienst der Lokomotion. Die Trichomonaden stehen zu den Trypanosomen demnach nicht in dem nahen Verwandtschaftsverhältnis, wie einige Autoren angenommen haben.

Apia, Januar 1911.

(Aus dem Königl. Institut für Infektionskrankheiten Berlin.)

# Vergleichende Untersuchungen über Spirochäten und Spirillen.

Von Dr. **A. Hölling**.

(Hierzu Tafel 5-8.)

## Einleitung.

Seitdem durch die Untersuchungen Schaudinn's die vorher wenig beachteten Spirochäten erheblicheres wissenschaftliches Interesse und große praktische Bedeutung gewonnen haben, sind diese Organismen in einem Maße, wie nur wenige andere Gebiete der modernen Protistenkunde Gegenstand ausgedehnter Kontroversen geworden. Bei diesen Meinungsverschiedenheiten handelt es sich in erster Linie um die Organisation und die Stellung der Spirochäten im Protistenreiche.

Während SCHAUDINN und mit ihm wohl die Mehrzahl der neueren Forscher die Protozoen-(Flagellaten) natur dieser Gruppe betonte, wollten andere sie den Bakterien zurechnen. Manche gingen hierbei so weit, daß sie jeden prinzipiellen Unterschied zwischen den Spirochäten und den zweifellos zu den Bakterien zählenden Spirillen bestritten.

Als der entschiedenste Gegner der Schaudinn'schen Anschauung wäre Swellengrebel zu nennen, der in seiner Arbeit "Sur la cytologie comparée des Spirochètes et des Spirilles", Ann. Inst. Pasteur, T. XVI, unter Gegenüberstellung von Spirochaeta balbianii und Spirillum volutans s. giganteum den Nachweis einer wesentlichen Über-

einstimmung beider Organismen zu führen versucht, ein Nachweis, der, wenn er gelungen wäre, die Entscheidung der Streitfrage im botanischen Sinne ergeben würde.

Es ist nun nicht unsere Absicht, die einzelnen Punkte der Swellengrebel'schen Beweisführung, sofern sie unseren Ansichten widersprechen, besonders zu widerlegen. Vielmehr wollen wir uns bemühen, im Interesse einer klaren Darstellung der ohnehin schwierigen Materie, allen unnützen und langatmigen Kontroversen möglichst aus dem Wege zu gehen. Ferner haben wir es vermieden, auf die große Anzahl der Arbeiten, welche sich mit Gestalt, Morphologie, überhaupt den normalen Lebenserscheinungen der Spirochäten beschäftigen, näher einzugehen, zumal sich in den neueren Arbeiten von Schellack, Fantham u. a. eingehende Literaturbesprechungen finden. Wir haben uns daher strikte nur auf die Wiedergabe derjenigen Punkte unseres Materials beschränkt, welche, unserer Ansicht nach, wirklich neue Gesichtspunkte zur Klärung des zur Diskussion stehenden Themas ergeben.

## Material und Untersuchungsmethoden.

Als Objekte der vergleichenden Untersuchung haben wir uns ebenso wie Swellengrebel der Spirochaeta balbianii als Vertreter des Typus "Spirochaeta" bedient, oder der ihr sehr nahestehenden Spirochaeta anadontae [Keysselitz]. In einem speziellen Falle ist auch die Spirochaeta recurrentis s. Duttoni in den Kreis der Untersuchungen hineingezogen. Die Gattung "Spirillum" war vertreten durch Spirillum volutans.

Es sei uns hier eine kurze Bemerkung gestattet. Auf den ersten Blick stellt sich Spirillum volutans infolge seiner Größe als recht günstiges Untersuchungsobjekt dar. Bei eingehender Beschäftigung mit diesem Organismus machen wir jedoch die Erfahrung, daß wir es mit einem sehr schwierigen Objekt zu tun haben, das wegen seines proteusartigen Verhaltens der Forschung bedeutende Schwierigkeiten in den Weg legt.

Ich brauche wohl kaum zu erwähnen, daß für unsere Untersuchungen vor allen Dingen die Beobachtung am lebenden Objekt maßgebend war. Gefärbte Präparate, und zwar solche nach feuchter (Sublimat-Alkohol, Flemming'sche Flüssigkeit u. a.) und trockener Fixierung, wurden hauptsächlich zur Ergänzung und Kontrolle der

im Leben ermittelten Befunde herangezogen. Ferner wurden im weitgehendsten Maße osmotische Versuche und Maceration angewandt.

# Spezieller Teil.

# A. Spirochaeta balbianii und anadontae.

# 1. Beschaffenheit der Oberfläche (Periplast).

Eines der wichtigsten Argumente für die Protozoennatur der Spirochäten liefert uns die Kenntnis der Oberflächenbeschaffenheit. Es handelt sich hierbei vor allem um die Frage: Besitzen die Spirochäten, wie die Bakterien, eine feste plasmolysierbare Membran, die zugleich das formbestimmende Element darstellt oder sind sie, wie die meisten Protozoen, nackt, soweit man von einer nackten Zelle überhaupt reden kann, da ja stets eine Haptogenmembran (Periplast oder dergleichen) vorhanden ist? Zur Entscheidung dieser Frage wurde schon von Prowazek, Siebert u. a. eine Reihe von Experimenten angestellt. Für uns von besonderer Bedeutung sind aber die in Koltzoff's schöner Studie "Über die Gestalt der Zelle II" angeführten osmotischen und plasmolytischen Versuche, die er mit einer großen Reihe freier Zellen, besonders Spermien, vorgenommen Wir haben im wesentlichen Koltzoff's Versuchsanordnung befolgt, da wir ihm auch darin durchaus zustimmen, daß die Anwendung in ihrer Wirkung genauer bekannter grober und deformierender Einflüsse häufig klarere und eindeutigere Resultate zu liefern imstande ist, als sonst anerkannte feinste histologische und cytologische Methoden.

Unter vollkommen normalen Verhältnissen scheint es kaum möglich, wenn die Membran dem Spirochätenkörper eng anliegt, ihr Vorhandensein an gut fixierten gefärbten Ausstrichpräparaten kenntlich zu machen. So zeigen die Fig. 1 Taf. 5 wiedergegebenen Bilder von Spirochaeta anadontae, die in ihrem ursprünglichen Medium, dem zähflüssigen Kristallstiel, mittels heißem Sublimatalkohol fixiert sind, ein ganz homogenes bald stärker, bald schwächer gefärbtes Aussehen. Indessen kann man sich auch in derartigen Fällen von der Existenz einer zarten Hülle an Schnittpräparaten überzeugen, wie die in der Arbeit von Fantham abgebildeten Querschnittsbilder, die wir bestätigen können, mit aller Deutlichkeit zeigen.

Eine Schädigung der überaus empfindlichen Spirochäten dürfte schon bei der gebräuchlichen Art der Herstellung mikroskopischer Präparate stattfinden. Durch Eröffnung des Magens wird die Muschel zu allgemeinen Kontraktionen veranlaßt, durch welche sowohl Wasser in den Kristallstiel aspiriert wird, als auch umgekehrt Kristallstielmasse in den Mageninhalt hineingepreßt wird. Durch die Vermengung beider Flüssigkeiten gelangen die Spirochäten offenbar in andere osmotische Verhältnisse, als sie ihnen im Kristallstiel ursprünglich eigen waren.

Es findet nun, wie Fig. 5 Taf. 5 und Fig. 12—14 Taf. 6 erweisen, eine Quellung der Spirochäten statt infolge der Diffusion des Wassers durch die semipermeable Hülle. Diese wird hierbei vom Spirochätenkörper abgehoben, so daß man Bilder erhält, die bis zu einem gewissen Grade an Plasmolyse erinnern. Tatsächlich handelt es sich aber um einen von der Plasmolyse der Pflanzenzellen grundverschiedenen Vorgang. Denn einmal kommt er nicht in einem hypertonischen Medium zustande, sondern umgekehrt unter dem Einfluß von hypotonischen Lösungen; sodann aber zieht sich nicht wie bei den Pflanzenzellen (Bakterien) das Plasma von der ihre Form erhaltenden Membran zurück, sondern gerade umgekehrt hebt sich die Hülle von dem fast unverändert bleibenden Plasmakörper ab.

Fig. 19 u. 20 Taf. 6 geben nach Romanowsky-Schilling gefärbte Bilder von Spirochaeta anadontae und balbianii, welche auf dem Deckglas angetrocknet und in der Flamme fixiert sind. Wir sehen hier den nackten Plasmakörper allseitig ausgefüllt von dem Chromatinskelet. Die äußere Membran nebst Randfaden und Fibrillen ist vollkommen abgelöst. Gleich behandelte Präparate, allerdings in Alkohol fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt, zeigen uns Fig. 8 u. 9 Taf. 5. Wir haben hier wie dort den nackten Plasmakörper vor uns. Jedoch ist hier nicht der ganze Periplast abgelöst, vielmehr können wir in den ihm angelagerten wirren dunkel gefärbten Fäden des aufgesplitterten Randfadens und der Fibrillen noch größere oder kleinere Fetzen des Periplastes ausgespannt sehen.

Bei diesen Figuren sehen wir außer der ziemlich gut erkennbaren, charakteristischen Chromatinkammerung (Taf. 5 Fig. 9) eine kolbige Verdickung des einen Endes. Fig. 8 Taf. 5 zeigt eine kugelige Anschwellung im oberen Teil der Spirochäte. Diese beiden letztgenannten Phänomene sind wohl so zu deuten, daß infolge des verringerten, äußeren osmotischen Druckes die Chromatinwände einer oder mehrerer Kammern von innen her durch das eingeschlossene quellende Plasma herausgedrängt worden sind.

Behandelt man Spirochätenpräparate mit destilliertem Wasser, so treten dieselben Erscheinungen auf, nur in stärkerem Grade. Es findet vor allem ein rapides Aufhören der Bewegung statt infolge des Zerreißens der aufgequollenen Membran. Der Spirochätenkörper selbst wird auch hier kaum mehr verändert wie in den eben beschriebenen Fällen.

Lassen wir auf Spirochäten hypertonische Lösungen einwirken, wie es in unserem Falle mit Spirochaeta anadontae und balbianii mittels 2-, 5-, 10 proz. Kochsalzsösung geschehen ist, so tritt je nach Stärke der Lösung früher oder später völliger Stillstand der Bewegung ein. Die Spirochäten werden dünner und stärker lichtbrechend. Dabei schlingen sie sich flechtenförmig ineinander oder rollen sich kugelig zusammen. Über die Gründe dieser Erscheinungen können wir sicheres nicht sagen. Daß sie mit der infolge der Erhöhung des osmotischen Außendrucks herbeigeführten Wasserentziehung zusammenhängen, ist klar. Bei Zurückführung in normale osmotische Verhältnisse erlangen die Spirochäten nach kurzer Zeit ihre Bewegungsfähigkeit wieder, wenngleich diese Schädigungen auf die äußerst empfindlichen Organismen natürlich nicht ohne Folgen geblieben sind. Das mikroskopische Bild der eingerollten Formen zeigt im allgemeinen ein ziemlich homogenes Plasma des unverletzten Körpers, über den sich in größeren oder kleineren Windungen die schwarzen Linien des Randfadens hinziehen. Von den Schädigungen, die durch Einwirkung von hypotonischen und hypertonischen Lösungen auf Spirochäten ausgeübt werden, sind die ersteren also die weitaus gefährlicheren. Während ziemlich konzentrierte Kochsalzlösungen im allgemeinen noch ziemlich gut vertragen werden, führt Aqua dest. schnell den Tod herbei.

Unter Einwirkung stärkerer Alkalien (wir wandten bis zu 33 proz. Kalilauge an, was bei Vermischung von einem Tropfen Material und einem Tropfen eben jener 33 proz. Kalilauge eine Höchstkonzentration von 16 Proz. ergibt) werden die Spirochäten zart, blaß und verlieren selbstverständlich ihre Bewegungsfähigkeit. Das gefärbte Bild ähnelt dem vorher beschriebenen einigermaßen, wenn die Dauer der Einwirkung nicht zu lange ausgedehnt war: zerrissener Periplast, aufgesplitterter Randfaden, intakter Spirochätenkörper. Bei höheren Konzentrationen des Alkali wird natürlich endlich auch der Innenkörper angegriffen, was sich in mehr oder weniger großen Deformierungen kundgibt. Was allen diesen Bildern aber, wie sich aus dem vorhergehenden ergibt, charakteristisch ist, sofern sich Dauer und Heftigkeit der experimentellen Schädigungen

in bestimmten Grenzen hielt, ist die leichte Zerstörbarkeit der zarten Außenmembran, während der chromatisch-plasmatische Innenkörper allen Angriffen von außen bedeutenden Widerstand entgegenzusetzen vermag.

Im Gegensatz zu den obigen Resultaten gibt Swellengrebel für Spirochaeta balbianii das Vorkommen von Plasmolyse an, die jedoch selten zu beobachten sei. Soweit wir aus seinen Arbeiten sehen konnten, hat er dieselbe nicht experimentell erzeugt, sondern es handelt sich nur um eine sog. "Präparationsplasmolyse". Seine Abbildungen bringen jedoch nicht den Beweis, daß es sich überhaupt um eine Plasmolyse handelt; viel eher scheint eine sonstige Präparationsschädigung vorzuliegen. Den Beweis einer Plasmolyse bei Spirochäten hat Swellengrebel jedenfalls nicht erbracht.

Das Fehlen einer starren festen Membran gestattet den Spirochäten natürlich im Gegensatz zu den Bakterien eine ziemlich ausgiebige Veränderung ihrer Form, da der Innenkörper eine nicht unbedeutende Elastizität und Beweglichkeit besitzt. So können wir dieselben Spirochäten bald steile, bald flache Windungen annehmen sehen. Unter Umständen ist sogar eine vollständige Streckung zu beobachten und im Gegensatz hierzu finden sich als Antwort auf bestimmte Einflüsse alle Phasen vor, von leichter Verflechtung bis zu wirrer Knäuelbildung. In dieser Flexibilitätsmöglichkeit sah schon Ehrenberg (1838) ein Hauptunterscheidungsmerkmal zwischen Spirochäten und Spirillen, und deutete damit, ohne die entsprechenden Verhältnisse des inneren Baues, dessen äußerer Ausdruck die Flexibilität ist, zu kennen, auf einen bedeutenden prinzipiellen Unterschied zwischen der tierischen und pflanzlichen Zelle hin.

Betreffs des Baues des zarten Periplastes finden sich in der Literatur bei Bütschli, Schaudinn, Keysselitz, Schellack u. a. Autoren Angaben, welche seine alveoläre Struktur beschreiben. Was uns angeht, so haben wir keine Bilder erhalten können, die uns die Beobachtung der Strukturverhältnisse des Periplastes gestattet hätten. Jedoch sind wir von der Richtigkeit dieser Beschreibungen überzeugt.

Um das Ergebnis dieses Teiles unserer Untersuchung noch einmal kurz zu wiederholen, sei folgendes festgestellt: Die Spirochäten besitzen eine zarte aus dem Körperplasma differenzierte (alveoläre) Hülle (Periplast), die leicht zerstörbar ist, in keiner Weise formgebende Eigenschaften besitzt und sich in hypotonischen Medien vom Körper abhebt.

Im folgenden Abschnitte werden wir nun eine zweite sehr wichtige Funktion des Periplasts kennen lernen, da er auch bei den Bewegungsvorgängen der Spirochäten eine bedeutende Rolle spielt.

## 2. Bewegungsapparat.

Die Fortbewegungsfähigkeit der Spirochäten resultiert aus dem Arbeitsantagonismus zweier Komponenten, der kontraktilen lebendigen Substanz (naktes Plasma) des Spirochätenkörpers (Periplast) und den damit in festem Zusammenhange stehenden elastischen Periplastfibrillen, unter denen der stärksten Fibrille, dem Randfaden der sog. "undulierenden Membran" die höchste Arbeitsleistung zuzuschreiben ist. Gerade dieses wichtigste Element im Bewegungsorganismus der Spirochäten, der Randfaden, ist es, über dessen Existenz oder Nichtexistenz die Ansichten weit auseinander gehen.

Schellack leugnet in seiner bekannten Spirochätenarbeit das primäre Vorhandensein des Randfadens vollkommen und will ihn als ein Kunstprodukt hinstellen. Er geht von der Tatsache aus, daß es bei völlig intakten Spirochäten nicht gelingt, diesen sichtbar zu machen. Die geläufigen Bilder der undulierenden Membran erklärt er in der Weise, daß bei absterbenden Spirochäten Zerreißung mit nachfolgendem. Zusammenschnurren des Periplastes eintritt; dieser bildet alsdann gefärbt jene dunklen schwarzen Anhängsel, welche man gemeinhin als die Fibrillen und aufgesplitterten Randfaden der undulierenden Membran gedeutet hat.

Daß es nicht gelingt, bei gesunden unter vollkommen normalen Lebensbedingungen stehenden Spirochäten, weder bei Lebendbeobachtung noch im gefärbten Bilde das Vorhandensein eines Randfadens festzustellen, können wir bestätigen. Trotzdem genügt uns dieser negative Befund keineswegs, um uns der Schellack'schen Auffassung anzuschließen. Vielmehr stehen uns eine zu große Anzahl positiver Beobachtungen zu Gebote, um an dem Vorhandensein des Randfadens und der feineren Periplastfibrillen noch irgendwelche Zweifel hegen zu können. Es möge hier sogleich der Versuch einer Aufklärung dieser negativen Befunde folgen.

Unter ganz normalen Lebensbedingungen im zähflüssigen Kristallstiel der Muscheln vollführen die Spirochäten nur sanfte gleitende Bewegungen auf immer gleicher Bahn. Alle Bewegungen sind auf ein Mindestmaß von Kraftentfaltung beschränkt. Daß unter solchen Umständen die Tätigkeit des Randfadens und infolgedessen sein Hervortreten kaum bemerkbar sein kann, ist einleuchtend.

Ein anderer Umstand, daß es bei völlig gesunden Spirochäten nicht möglich ist durch die an sich zarte Periplasthülle hindurch den Randfaden als stärker gefärbte Linie sichtbar zu machen, findet seine Erklärung darin, daß eben der gesunde eng anliegende Periplast die Farbe stark festhält und in sich aufspeichert, so daß wie Fig. 1 Taf. 5 erweist, keine Färbung der darunter liegenden Einzelheiten stattfinden kann. Was wir hier sehen, sind verschieden kräftig, aber sonst ganz homogen gefärbte Spirochäten.

Wie intensiv übrigens der Periplast die Farbe aufzunehmen vermag, ergibt sich recht klar aus Fig. 6 Taf. 5, wo an einzelnen Stellen der Periplast aufgehoben ist, so daß dort der hellere Spirochätenkörper zu sehen ist, während die mit Periplast bekleideten Teile ziemlich dunkel gefärbt erscheinen. Das primäre Vorhandensein des Randfadens ergibt sich indessen mit Bestimmtheit aus den bereits oben erwähnten Durchschnittsbildern von Fantham, wo wir bei allen dreien einen der Periplastperipherie anliegenden, bald mehr, bald weniger hinausgeschobenen Punkt erblicken, der offenbar nichts anderes ist als der Querschnitt des Randfadens.

Haben wir nun im Vorhergehenden darzutun versucht, warum bei ganz gesunden Spirochäten der Randfaden im allgemeinen nicht in Erscheinung tritt, so wollen wir in folgendem sein Aussehen bei geschädigten Spirochäten betrachten. Fig. 2, 3, 4 auf Taf. 5 zeigen Bilder von Spir. anadontae, die aus dem Magen stammen, die wir infolge der bereits erwähnten Präparationsschädigungen nicht mehr als durchaus normal betrachten dürfen. Sie erscheinen etwas gequollen infolge der plasmolytischen Abhebung des Periplasts auf Grund der veränderten osmotischen Verhältnisse. Der gedehnte Periplast ist mehr durchsichtig geworden und gestattet uns trotz des sonst äußerlich ziemlich intaktem Aussehen der Organismen die Beobachtung des Randfadens, der hier noch dem Körper sehr innig anliegt und nur in Fig. 4 unten leicht abgehoben ist. Es will uns scheinen, daß die Schellack'sche Ansicht zur Erklärung dieser Figuren nicht ausreicht, da wir doch alle drei Spirochäten ziemlich gleichartig vom Randfaden als recht charakteristisches schmales Band umzogen sehen, das wir unmöglich für ein Kunstprodukt ansehen können. Dieser Randfaden kann aber nicht der zusammengeschnurrte Periplast sein, da ja ein solcher außerdem noch vorhanden ist.

Ein Beweis von hervorragender Wichtigkeit für den Randfaden als normale Organstruktur gibt uns das Studium des lebenden Objektes an die Hand. Recht oft ist die Beobachtung zu machen, daß in lebhafter Bewegung begriffene Spirochäten plötzlich von irgendeinem Hindernis aufgehalten werden. Wir sehen alsdann ein heftiges Schlagen der sog. undulierenden Membran, so daß man geradezu zwei ineinanderverschlungene Spirochäten vor sich zu haben glaubt. Gelingt es der Spirochäte sich zu befreien, so setzt sie ihren Weg meist mit unverminderter Schnelligkeit fort, ein Beweis, daß es sich hier unmöglich um eine Absterbeerscheinung handeln kann.

Ein Zerreißen des Periplasts ähnlich wie es Schellack beschreibt, können wir allerdings bei schwer geschädigten, absterbenden Spirochäten beobachten. Wir sehen die Spirochäte auf einer Stelle starke krampfartige Ausschläge machen, plötzlich reißt der Periplast in der Längsachse des Körpers keilförmig auf, die Bewegungen werden ungeordnet zuckend und hören nach einer Weile ganz auf. Den Beginn einer solchen Periplastzerreißung stellt Fig. 4 Taf. 5 dar. Gänzliche Zerstörung erblicken wir in Fig. 7, 8 u. 9 Taf. 5, wo der aufgesplitterte Randfaden und die Fibrillen den Körper der Spirochäte mit einem Gewirr dickerer oder dünnerer Fäden umgeben. Plötzliche Verdickungen der Fibrillen dürften durch Umwicklung mit Periplastfetzen zustande kommen. Bei den dunkler gefärbten Stellen zwischen den Fibrillen handelt es sich gleichfalls um Periplast, der dazwischen ausgespannt ist und aus seinem alten Zusammenhang noch nicht gelöst ist.

Es ergibt sich also aus unserer Darstellung bis zu einem gewissen Grade eine Übereinstimmung mit den Angaben von Schellack, soweit es sich nämlich um Beobachtungstatsachen handelt, mit dem Unterschiede jedoch, daß uns auch in vollkommen normalem Zustande das Vorhandensein des Randfadens sowohl morphologisch beobachtbar war, als auch für den charakteristischen Bewegungsmodus und die beim Absterben sich darbietenden Bilder als logisches Postulat erscheint.

Als bedeutsam für die Erkenntnis der Protozoennatur der Spirochäten erscheint uns auch die Übereinstimmung gewisser Formen von Absterbeerscheinungen des Randfadens mit ähnlichen Befunden bei Trypanosomen. Fig. 23 Taf. 6 gibt die zersplitterten Randfäden von *Tryp. Brucei* wieder. Die Ähnlichkeit dieser Bilder mit den Fig. 7, 8, 9 Taf. 5 ist einleuchtend.

Seitliche Begeißelung oder Ähnliches, wie Zettnow es für die Rekurrens-Spirochäte angegeben hat, ist niemals von uns beobachtet worden. Wir sind aber der festen Überzeugung, daß solche Bilder einzig und allein durch Aufsplitterung der Periplastfibrillen zu-

stande kommen, wie dies bereits von verschiedenen Forschern nachgewiesen worden ist.

An dieser Stelle mögen noch einige Bilder von Spirochaeta recurrentis ihren Platz finden (vgl. Fig. 21, 22 Taf. 6), welche deutlich einen Randfaden zeigen. Man könnte darin Hindeutungen finden, daß auch diese Spirochäte ebenso wie die noch zarteren pathogenen eine ähnliche Organisation wie die hier studierten großen Muschelspirochäten besitzen.

Fassen wir das in diesem Abschnitt Gesagte zusammen, so besitzen die Spirochäten als Bewegungsorgan eine plasmatische (alveolär gebaute) Periplasthülle, in der festere Elemente in Form von Fibrillen eingelagert sind. Dieses aus zwei Komponenten zusammengesetzte gemeinhin als undulierende Membran bezeichnete Organell bringt in Gemeinschaft mit dem elastischen chromatisch plasmatischen Binnenkörper der Bewegung hervor.

### 3. Formbestimmende Elemente.

Träger des formgebenden Prinzips bei Spirochäten ist der Innenkörper, der mit Chromatin durchtränkt ist, im Gegensatz zur formerhaltenden starren Membran der Bakterien. Bewiesen ist dieses durch die im ersten Abschnitt angegebenen Versuche (osmotische und Auflösungsexperimente), die jedoch so gewählt sein müssen, daß eine zu starke Schädigung des chromatischen Innenkörpers nicht eintritt. Bei Anwendung von stärkeren Alkalien beobachten wir das schon beschriebene Heller- und Dünnerwerden des Spirochätenkörpers. Das gefärbte Bild zeigt uns alsdann den vom Periplast entblößten nackten Plasmakörper, der eine ganz bestimmte Chromatinstruktur aufweist. Bei guter Fixierung tritt diese in Form einer Kammerung zutage (Taf. 5 Fig. 5 u. 7, Taf. 6 Fig. 12 u. 13). Man bekommt den Eindruck, als ob viele Kegel aufeinander gesetzt werden. Es handelt sich um eine einreihige Wabenreihe, wie das Schellack schon eingehend geschildert hat. In den Wabenwändchen findet sich das Chromatin in feinster Verteilung. In anderen Präparaten (GIEMSA-Färbung) erblicken wir eine Art Spirale (Taf. 6 Fig. 20), die den ganzen Körper durchzieht, oder wir beobachten ein Gemisch aus Querstreifung und spiraliger Anordnung des Chromatins (Taf. 6 Fig. 19). Auch Verteilung des Chromatins über den ganzen Körper in Form von unregelmäßigen Punkten und Flecken, kommt vor (Taf. 6 Fig. 18). Es ist jedoch wahrscheinlich, daß die Bilder der Chromatinspiralen und Körner nur durch mangelhafte Präparation

bedingt sind. Bei dieser Durchtränkung des Innenkörpers mit dem widerstandsfähigen Chromatin ist es sehr erklärlich, daß Schädlichkeiten, sobald sie eine bestimmte Grenze nicht überschreiten, ohne Schaden für die Form des Spirochätenkörpers bleiben.

Fig. 18. 19 u. 20 Taf. 6 geben uns verschiedene Bilder von nach Romanowski-Schilling gefärbten periplastlosen Spirochäten. finden in allen diesen Bildern das Chromatin stets in Form von Klumpen und Brocken, niemals in Gestalt kreisrunder Körner. Es sei dies schon hier bemerkt, weil das ganz ähnliche Farbenreaktionen zeigende Volutin, das in Form der metachromatischen Körner in den Spirillen auftritt, stets absolut kreisrunde Gestalt zeigt. Die Elastizität des Chromatinsskeletts gestattet den Spirochäten recht ausgiebige Formveränderung. Wir sehen also auch schon hier die starken Unterschiede gegenüber den Spirillen, deren Plasmakörper im Gegensatz zu der formerhaltenden Gestaltung des Spirochätenkörpers leicht plasmolysierbar ist, d. h. auf Druck durch Formveränderung reagiert, so daß zwischen ihm und der starren festen Membran eine Lücke entsteht. Es steht also dem leicht deformierbaren Plasmakörper der Spirillen der feste formerhaltende plasmatisch-chromatische Binnenkörper der Spirochäten gegenüber.

## 4. Fortpflanzung.

Von früheren Autoren ist behauptet worden, daß sich die Spirochäten nur durch Längsteilung vermehren. Schaudinn gibt an, bei Sp. pallida unter dem Mikroskop eine solche Längsteilung beobachtet zu haben. Auch existieren von anderen Autoren (Prowazek, Hart-MANN und MÜHLENS) Angaben über ähnliche Beobachtungen, doch ist die Art und Weise, wie von den einzelnen dieser Vorgang beschrieben wird, besonders, was die Zeitdauer betrifft, sehr verschieden geschildert, so daß man sich des Eindrucks nicht erwehren kann es müsse sich hier oder dort um Beobachtungstäuschungen handeln. Prowazek sucht zu beweisen, daß die Längsteilung die der Struktur der Spirochäten adäquate Fortpflanzungsform darstellt. Es liegen in der Literatur Bilder von Spirochäten vor (ich möchte auf die bekannten Y-Formen hinweisen), bei denen sich die Chromatinanordnung in den beiden freien Enden vollkommen entspricht (Breinl). Uns erscheint dies der stärkste Beweis für die Längsteilung zu sein.

Die Beobachtung der Teilung im Leben dürfte bei der enormen Beweglichkeit der Untersuchungsobjekte auch bei dem schärfsten

und gewissenhaftesten Beobachter leicht zu Trugschlüssen führen. da sich eine Trennung zweier verflochtener Spirochäten schwer ausschließen läßt. Indessen möchten wir nach wie vor daran festhalten. daß Längsteilung bei Spirochätenarten als eine Art der Fortpflanzung vorkommen kann. Wir selbst haben bei Muschelspirochäten keine Längsteilungsbilder erhalten können, dagegen mehrfach Bilder, wie Fig. 16 u. 17 Taf. 6 erweisen, die wohl nicht anders als echte Querteilung zu deuten sind. Von einer ganzen Reihe von Auteren sind namentlich in neuerer Zeit unzweideutige Querteilungen für Spirochäten beschrieben worden. Schellack gibt in seiner Arbeit eine Anzahl von Zeichnungen und Photogrammen von Muschelspirochäten. die alle in der Mitte eine Teilungsmarke aufweisen, die durchaus natürlich erscheint. Auffallend ist höchstens der Umstand, daß bei drei Exemplaren beide Hälften genau dasselbe Bild zeigen; dieselbe Abhebung des Periplastes an denselben Stellen und dieselben Windungen, wenngleich diese zuweilen leicht verdreht sind. Für diese Bilder könnte man eine vorausgegangene Längsteilung annehmen. wenngleich uns diese Erklärung doch etwas gesucht erscheinen Eine Erklärung der Querteilung dürfte bei der queren Chromatinkammerung nicht auf allzugroße Schwierigkeiten stoßen; nur die Teilung der Längsfibrillen würde einige Schwierigkeiten Doch findet sich ja bei den Infusorien, deren ganze Ormachen. ganisation auf die Längsachse gestellt ist, nur Querteilung, wobei die Fibrillen vorher eingeschmolzen und nach der Teilung neu gebildet werden.

# B. Spirillum volutans.

#### 1. Membran.

Die Spirillen besitzen eine starre feste Membran, wie sie allen Pflanzenzellen eigen ist. Sie vermag deformierenden und auflösenden Einflüssen einen bedeutenden Widerstand entgegenzusetzen. Zwecks Feststellung derselben wurden die Spirillen in Analogie mit unseren Spirochätenversuchen der Einwirkung hypo- und hypertonischen Lösungen unterworfen. Ebenso ließen wir bis zu 16 proz. Kalilauge auf sie einwirken.

In destilliertem Wasser werden die Spirillen etwas heller und quellen leicht auf. Außerdem tritt sehr bald Stillstand der Bewegung ein. Bei Rückversetzung in isotonische Lösungen findet alsbald restitutio ad integrum statt. Das gefärbte Bild zeigt leicht aufgequollene Formen, die sehr oft an Stelle der metachromatischen Körner kreisrunde Lücken aufweisen (Taf. 7 Fig. 30—34).

In hypertonischen Lösungen bis zu 10 proz. Kochsalzlösung beobachteten wir Stillstand der Bewegung und vor allem Plasmolyse.
Diese war auch im lebenden Bilde deutlich zu sehen. Junge eintägige Kulturen boten durchgehends den Bildertyp dar, wie er am
meisten Fig. 28 Taf. 8 entspricht. Das dunkle stark lichtbrechende
Protoplasma lag halbmondförmig an der konkaven Seite retrahiert,
während an der konvexen Seite die zarte aber deutliche Linie der
Membran sichtbar blieb.

Plasmolysebilder aller Art von jungen und alten Kulturen, teils künstlich durch Kochsalzeinwirkung, teils durch natürliche Schädigungen, Alter, Präparationsplasmolyse usw. veranlaßt, geben wir in Fig. 6—29 Taf. 7. Diese Bilder zeigen ausnahmslos die in ihrer Form unveränderte äußere Membran, mag das Körperinnere noch so veränderte Gestalt aufweisen. Daraus ergibt sich, daß im Gegensatz zu den Spirochäten die feste äußere Membran das formerhaltende Prinzip darstellt.

Übrigens haben geringe Grade von Plasmolyse keine bedeutende Schädigung der Spirillen zur Folge. Ihre Beweglichkeit wird kaum gestört und nur so ist es zu erklären, daß ein Teil der Forscher, wenn sie ihnen bei anscheinend ganz gesunden Kulturen entgegentrat, diese für etwas Normales hielt. Bei genauer Durchmusterung werden wir in fast allen Spirillenpräparaten, besonders in den Randpartien, wenigstens eine Andeutung von Plasmolyse finden. Die sehr häufig auftretende Form der Kappenbildung, welche am oberen und unteren Ende durch leichte Retraktion des Plasmas entsteht und die bei bestimmten Präparaten mit einer gewissen Konstanz auftreten kann, sind meist als normale Strukturen angesehen worden.

Unter Einwirkung von 16 proz. Kalilauge werden die Spirillen sofort unbeweglich und erscheinen dünner und heller (Taf. 7 Fig. 35, Taf. 8 Fig. 20 und 23). Ist die Dauer der Einwirkung eine längere, so können die metachromatischen Körner (Volutin) verschwinden (Taf. 8 Fig. 24—27). Ob sie sich auflösen oder ausgestoßen werden, haben wir nicht ermitteln können. Auch die äußere Form kann sich hier unter Umständen ziemlich stark verändern (Taf. 8 Fig. 24, 25), da die Membran der Einwirkung eines so starken Giftes nicht standzuhalten vermag.

Übrigens hat man bei Anfertigung der mit dem Alkali versetzten Präparate eine besondere Technik walten zu lassen, da derartige Präparate sehr schwer antrocknen, so daß wir, wenn wir nicht völlig zerstörte Spirillenleiber haben wollen, den Auflösungsprozeß

Archiv für Protistenkunde. Bd. XXIII,

bald unterbrechen müssen. Am besten geschieht dieses durch feuchte Fixation mit Flemming'scher Lösung oder Sublimatalkohol.

Was den Ausgang dieser Experimente bei Spirillen und Spirochäten angeht, so ist der Unterschied, ganz äußerlich genommen, nicht sehr groß. Bei starken Konzentrationen dieses Giftes zeigen sich bei beiden Organismen große Zerstörungen, die bei Spirillen hauptsächlich die starre Membran, bei Spirochäten den chromatisch plasmatischen Innenkörper betreffen. Bei schwächeren Konzentrationen beobachten wir bei Spirillen kaum merklich äußere, vor allem aber keine Formveränderung, während die Spirochäten einen vollständigen zerrissenen Periplast aufweisen, Unterschiede, die völlig dem Bau der beiden Organismen entsprechen.

## 2. Bewegungsapparat.

Die Bewegungsfähigkeit der Spirillen ist geknüpft an die Tätigkeit zweier Geißelbüschel, welche am vorderen und hinteren Ende des Körpers entspringen. Seitliche Begeißelung kommt niemals vor. Auch die Behandlung mit Alkalien vermag die Membran nicht seitlich aufzusplittern in der Art, wie es bei den Spirochäten geschieht, Ein weiterer Beweis der prinzipiellen Verschiedenheit des Baues beider Membranen. Die Geißelbüschel der Spirillen sind besonders lang und ermöglichen eine äußerst schnelle Ortsveränderung. einer längeren Abhandlung beschäftigt sich Fuhrmann eingehend mit den Spirillengeißeln. Nach ihm durchsetzt das Geißesbüschel die äußere Membran, um mit dem Cytoplasma in unmittelbare Verbindung zu treten. Wir können diese Beobachtungen durchaus bestätigen. Betrachten wir die nach der Zettnow'schen Silbermethode gefärbten Spirillen (Fig. 1-5 Taf. 7), so sehen wir die Geißeln durch ein Loch der Außenmembran in das Innere eindringen. Sie müssen demnach ihren Ursprung im Innenplasma haben und stellen somit Differenzierungen des Plasmas. Vermutlich bestehen sie, wie die sonstigen Protistengeißeln, aus 2 Elementen, zentralen elastischen Fibrillen und einem Überzug von kontraktilem nackten Plasma.

Für diese Auffassung spricht der Umstand, daß abgerissene Geißeln noch eine Zeitlang selbständig Bewegungen ausführen können, die denen kleiner Spirochäten ähneln.

Noch überzeugender geht die Verbindung zwischen Geißeln und Protoplasma aus den Taf. 7 Fig. 10 u. 18 wiedergegebenen Bildern hervor. Wir erblicken hier plasmolysierte Spirillen, bei der das sich zurückziehende Plasma, das Geißelbündel in das Innere nach

sich gezogen hat. Ein ähnliches Bild hat auch schon Bütschli gebracht.

Wenn Fuhrmann von einem knopfartigen der inneren Zellperipherie anliegenden Gebilde spricht, das mit den Geißeln in Verbindung steht, so können wir, wie Fig. 10 u. 55 Taf. 7 dies erweist, diese Beobachtung bestätigen. Ob dieses Gebilde einen dem Blepharoplast, richtiger Basalkorn analogen Körper darstellt, wie Fuhrmann es annimmt, darüber wagen wir nicht, uns auszusprechen.

Es wäre noch kurz die Frage zu berühren, ob Spirillum volutans ein Geißelbüschel oder nur eine einzige Geißel an jedem Ende besitzt. Bei allen mittels kräftiger Beizverfahren hergestellten Bildern (Zettnow's, Löffler's Geißelfärbung) erhalten wir lange, stark gewundene Geißelbüschel. Dagegen können wir bei Dunkelfeldbeleuchtung, bei Tusche, E.-H. und Giemsa-Präparaten im allgemeinen nur immer eine Geißel feststellen (Taf. 7 Fig. 6, 9, 11—13, 15 usw.) Wir könnten hiernach annehmen, das Spir. volutans nur eine Endgeißel besitzt, die aus zahlreichen Einzelfäden besteht, die von einer zarten Plasmaschicht eingehüllt sind. Bei schonenden Präparationsmethoden bleibt diese zarte Hülle erhalten, während sie bei rauheren zerstörenden Verfahren zerrissen wird, so daß die einzelnen Fibrillen frei werden.

# 3. Innenkörper der Spirillen.

Die Spirillen setzen sich zusammen aus der bereits beschriebenen äußeren formbestimmenden Membran und dem Innenplasma. Das Plasma ist alveolär gebaut und durchsetzt mit mehr oder weniger großen metachromatischen Körnern (Volutin) (Taf. 7 Fig. 36-41, Taf. 8 Fig. 1-23 u. 40). Von einer bestimmten Chromatinanordnung, einem Kern oder Kernstab oder Chromatinspirale und wie immer die Bezeichnungen für die Chromatinstrukturen der Bakterien lauten mögen, ist mit Ausnahme von Swellengrebel und einigen anderen Forschern Bestimmtes nicht angegeben. Durch die Güte des Herrn Professors Zettnow standen mir zwei Swellen-GREBEL'sche Originalpräparate zur Verfügung, mit E.-H. gefärbt, welche uns von der Existenz der Chromatinspirale überzeugen sollten. Die Präparate waren sauber und gut gefärbt und zuwider unserer Ansicht, die wir vor mehreren Jahren in einer Erwiderung auf eine Swellengrebel'schen Arbeit infolge eines Mißverständnisses ausgesprochen hatten, lag hier sicherlich keine Plasmolyse vor. Die Präparate zeigten eine spiralenförmige Gruppierung der dunklen Stellen im Plasma die sehr leicht zu der Swellengrebel'schen Ansicht verführen konnte, besonders wenn man dieses Bild mit ähnlichen Befunden beim Bac. maximus verglich. Was uns aber stutzig machte, war erstens, daß wir nirgendwo in diesen Präparaten metachromatische Körner angetroffen haben, von denen jeder Spirillenkenner weiß, daß sie in jungen Kulturen niemals ganz fehlen können, zweitens, daß es uns, wie Zettnow und vielen anderen, niemals gelungen ist trotz Befolgung der Swellengrebel'schen Methoden ähnliche Bilder zu bekommen. Fig. 44 u. 45 Taf. 7 zeigen Bilder aus einer 1 ½ jährigen Kultur, die immerhin eine gewisse Ähnlichkeit mit den Swellengrebel'schen Figuren aufweisen, obgleich ihr Aussehen ein wenig verwaschen ist. Die Querbänder sind hier sicherlich als Plasmastrukturen anzusehen.

Der Bau der Spirillen, wie er sich uns in allen normalen Fällen präsentierte und für die auch ein sehr guter Kenner dieser Organismen, Gullermond eintritt, zeigt dagegen ein klar wabiges Plasma, dem mehr oder weniger große metachromatische Körner eingelagert sind. Im allgemeinen liegen diese an der Peripherie, werden die Spirillen älter, so verliert ein Teil von ihnen diese Körner ganz, bei einem anderen Teile verringert sich die Anzahl und die wenigen zurückbleibenden Körner werden größer, oft so groß, daß sie als dicke runde Kugeln über die glatte Linie der Spirillenmembran hinausragen (Taf. 8 Fig. 18, 29—34).

Ich habe hier noch ein Mißverständnis richtig zu stellen. Wenn ich in meiner Erwiderung an Swellengrebel von Kugeln gesprochen habe, die vielleicht in einem gewissen Zusammenhange mit der Fortpflanzung stehen, so meinte ich natürlich nicht etwa protoplasmatische Kugeln, wie deren eine auf Taf. 7 Fig. 58 abgebildet ist und die sicher nichts anderes als eine Involutionsform darstellt, vielmehr wollte ich auf eben diese dicke metachromatischen Kugeln hinweisen. die wir in alten Kulturen vorfinden. Wenn ich angedeutet habe. daß sie in Verbindung mit der Fortpflanzung stehen könnte, so wurde ich bestimmt dazu durch die Tatsache, daß in sonst gänzlich unbeweglichen alten Kulturen die Träger eben dieser metachromatischen Kugeln oft ganz allein noch eine mehr oder weniger lebhafte Beweglichkeit zeigen. Indessen bin ich weit davon entfernt, diese Annahme unter allen Umständen als sicher hinzustellen. Daß es bei Spirillen eine Art von Dauerform geben muß, scheint der Umstand zu zeigen, daß es mir gelungen ist, aus einer 1 1/2 Jahr alten Kultur, allerdings nur bei Übertragung sehr großer Mengen Material. wiederum neu zu züchten. Meine Bemühungen, diese Dauerform herauszufinden, waren nicht von Erfolg begleitet.

Die Beobachtung der Spirillen im hängenden sterilen Agartropfen deutete immerhin auf die Möglichkeit eines inneren Zusammenhanges der metachromatischen Körner mit der Fortpflanzung an. Es sei nur erwähnt, daß wir eine Aufteilung der großen Kugel in viele kleine Körner bei der Teilung nachweisen konnten. Die sog. großen Volutinkörner sind in diesem Falle vielleicht nicht als eigentliches Volutin anzusprechen, sondern eher als sog. sporogene Kugeln, wie sie uns von manchen Bakterien bekannt sind. Ob diese Ansicht richtig ist, muß sich noch erweisen.

Zum Schluß dieses Abschnittes möchte ich noch auf die Übereinstimmung der mit Giesma und E.-H. gefärbten Bilder hinweisen. In den E.-H. gefärbten Figuren erscheinen bisweilen die Volutinkörner als kreisrunde helle, sehr dunkel umrandete Lücken, eine Beobachtung, die wir in der Literatur allgemein vorfinden.

Wiederholen wir den Inhalt des Vorhergehenden, so haben wir gefunden: Die plasmatische Substanz der Spirillen stellt im Gegensatz zu den Spirochäten und in Übereinstimmung mit den Pflanzenzellen eine flüssige organisierte Masse dar, die sich bei verschiedenen osmotischen Bedingungen zusammendrücken und ausdehnen läßt, während die Spirochäten ein festes nicht plasmolysierbares Chromatinplasma anfweisen.

# 4. Fortpflanzung.

Die Spirillen vermehren sich durch Querteilung. Diese geht in der oft beschriebenen Art unter Bildung von an der Peripherie ansetzenden Querwänden vor sich. Eine Reihenfolge von Teilungsbildern haben wir Taf. 7 Fig. 36, 39, 37, 38 u. 40. Bei ganz jungen Kulturen bleiben selten mehr als zwei, höchstens drei Zellen aneinander hängen. In alten Kulturen können die Zahlen der Windungen 30 und mehr übersteigen (Taf. 8 Fig. 39). (Junge Kulturen teilen sich im allgemeinen sehr schnell, in älteren Kulturen können wir lange Zusammenhänge feststellen.) Die Durchschnürung der kurzen halbkreisförmigen Spirillen erfolgt unter ganz normalen Verhältnissen glatt und ohne Bildung von Zwischensubstanz (Taf. 7 Fig. 40. Taf. 7 Fig. 7). Brückenbildung oder Auseinanderziehen der Tochterindividuen, so daß längere Zeit ein feiner Faden zwischen beiden bestehen bleibt, erscheint nicht als der normale Teilungsvorgang, (Taf. 7 Fig. 8). Längsteilung ist bis heute von keinem Forscher angegeben worden.

Wir haben also bei Spirillen als unbestrittene Fortpflanzungsform die Querteilung, während wir für die Spirochäten wahrscheinlich neben der Querteilung auch eine Längsteilung annehmen müssen.

## 5. Degenerations- und Involutionsformen.

Die große Anzahl der seltsamsten Involutions- und Degenerationsformen hat Anlaß zu vielfachen Deutungen gegeben. So zeigen wir Taf. 7 Fig. 14, 15, 16, 17, 18, 19 Präparate aus älteren Kulturen, die der Plasmolyse anheimgefallen sind. Die Membran ist durchweg in ihrer alten Form erhalten geblieben. Das Plasma hat sich an verschiedenen Stellen mit einer gewissen Regelmäßigkeit zurückgezogen und so sind Bilder entstanden, welche äußerlich Bildern von Spirochäten ähneln können, an denen die undulierende Membran (Taf. 6 Fig. 12 u. 14) sich in Form wellenförmiger Umschlingungen zeigt. Daß dieses keine der sog. undulierenden Membran der Spirochäten vergleichbare Bildung sein kann, geht aus einem Vergleiche mit den anderen Plasmolysebildern hervor.

In Fig. 15 u. 16 Taf. 7 sehen wir Ansätze zu Verzweigungen in Form von runden Knospungen. Im übrigen zeigen auch diese Bilder eine gewisse Ähnlichkeit, was äußere Form und undulierende Membran angeht mit Spirochäten. Da aber von Spirochäten irgendwelche Angaben über Verzweigungen nicht existieren, diese vielmehr nur bei Pflanzenzellen vorkommen, so können wir auch darin einen wichtigen Beweis für die Verschiedenheit von Spirochäten und Spirillen sehen. Sehr schöne Verzweigungen geben uns Fig. 59 u. 60 Taf. 7, Fig. 38 Taf. 8. Fig. 60 Taf. 7 ist dadurch besonders interessant, daß alle drei Endigungen Geißel besitzen. Von den anderen Involutionsformen sind die plasmatischen Kugeln recht interessant, die Swellengrebel irrtümlicherweise zu einem Angriff gegen uns benutzte. Fig. 39 Taf. 8 bringt eine Involutionsform, die sich durch ihre enorme Größe und Anzahl der Windungen auszeichnet. Fig. 61 zeigt eine Form, die man fast für den Myzelfaden eines Pilzes halten könnte, doch weisen hier die kreisrunden Lücken (Volutinkugeln) auf ihren Ursprung hin.

# Zusammenfassung.

Fassen wir zum Schlusse die Charakteristika der zum Gegenstand der vergleichenden Untersuchung gemachten Organismen, zusammen, so haben wir für die Spirochäten folgende Kriterien aufzustellen.

- 1. Die Spirochäten besitzen als Hülle einen aus dem Körperplasma differenzierten Periplast, der in keiner Weise ein formbestimmendes Element darstellt. Das formbestimmende Prinzip trägt der Körper. Aus diesen beiden Tatsachen ergibt sich
  - a) die Spirochäten sind nicht plasmolysierbar,
  - b) sie sind flexibel.
- 2. Der Bewegungsapparat besteht in einer sog. "undulierenden Membran" (Periblast mit eingelagerten Fibrillen).
- 3. Die Form der Spirochäte wird vor allem durch das Chromatingerüst bestimmt, welches in inniger Verbindung mit dem Plasma steht.
- 4. Die Fortpflanzung geschieht durch Querteilung. Wir glauben aber an der Möglichkeit einer Längsteilung noch festhalten zu müssen. Die Charakteristika der Spirillen dagegen sind folgende:
- 1. Sie besitzen eine starre feste Membran, die ein kontraktiles Plasma umhüllt. Daraus ergibt sich
  - a) die Spirillen sind plasmolysierbar,
  - b) sie sind nicht flexibel.
- 2. Der Fortbewegungsapparat besteht in zwei von den Enden ausgehenden Geißeln resp. Geißelbüscheln.
  - 3. Die Form wird durch die starre feste Membran bedingt.
  - 4. Die Vermehrung erfolgt durch Querteilung.

Die Eigenschaften, welche wir für die Spirochäten festgestellt haben, entsprechen den Charakteren, welche man im allgemeinen für die tierische Zelle angeben kann. Vor allem fällt ihre weitgehende Übereinstimmung mit tierischen Spermien auf, wie besonders auch die hier mitgeteilten osmotischen Versuche im Zusammenhang mit den Ergebnissen Koltzoff's an Spermien zeigen. Auf den Vergleich mit Spermien ist in der bisherigen Literatur kaum hingewiesen. Umgekehrt entsprechen die Eigenschaften, die für die Spirillen nachgewiesen sind, den Charakteren, die für die pflanzliche Zelle gelten. Es dürfte hierdurch der bedeutende Unterschied klar geworden sein, der zwischen den Spirillen und den Spirochäten besteht.

Wie schon Lühe (1906), Hartmann (1907) u. a. betont haben, sind die bisher als Spirochäten zusammengefaßten Organismen vermutlich überhaupt keine einheitliche systematische Gruppe. Immerhin scheinen zwischen den großen Muschelspirochäten und den pathogenen Formen engere Beziehungen zu bestehen. Nur auf diese beiden Gruppen von Spirochäten beziehen sich unsere Schlüsse.

An welche Stelle die Spirochäten (in dieser engeren Fassung) im System der Protozoen einzureihen und von welcher Protozoengruppe sie abzuleiten sind, muß unentschieden bleiben. Gegen die Ableitung von den Trypanosomen läßt sich die starke Differenz in der Organisation (Fehlen distinkter Kerne usw.) anführen, während andererseits die weitgehende Übereinstimmung des Spirochätenbaues mit dem der Microgamenten (Spermien) der Plasmodien sehr zugunsten dieser Abstammung spricht.

Zum Schluß erfülle ich die angenehme Pflicht meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Habtmann, für seine stets bereite Hilfe bei der Ausführung dieser Arbeit meinen innigsten Dank auszusprechen.

# Nachtrag bei der Korrektur.

Die vorstehende Arbeit war schon im Juni vorigen Jahres abgeschlossen und zum Druck eingereicht worden; wegen längerer Krankheit des Verfassers konnte sie jedoch erst jetzt erscheinen. Das ist der Grund. daß die noch im vorigen Jahre erschienene wichtige Arbeit von GROSS (Cristispira nov. gen. Ein Beitrag zur Spirochätenfrage. Mitt. Zool. Station Neapel Bd. 20 1910) im Text nicht berücksichtigt ist und der von Gross aufgestellte und wohlbegründete neue Gattungsname Cristispira nicht zur Anwendung Die Organisationsverhältnisse der Cristispiren (Muschelspirochäten), wie sie Gross darstellt, stehen zum großen Teil in vollem Einklang zu den hier mitgeteilten Befunden. In der Auffassung der sog, undulierenden Membran, die er Crista nennt, weicht er insofern von uns ab, als er sie immer dem Körper einseitig aufsitzend annimmt und keine Randfibrille in ihr beobachtet hat. Unser etwas abweichender Standpunkt ist oben eingehend begründet, und wir haben keine Veranlassung, ihn auf Gross' Angaben hin zu modifizieren. Prinzipiell verschieden ist dagegen der Unterschied in der Auffassung der Oberflächenbeschaffenheit der Cristispiren bei Gross. Auf Grund seiner Querschnittsbilder und der Angabe von Swellengrebel über Plasmolyse nimmt er eine feste Membran nach Art der Bakterien, keinen nackten Periplast nach Flagellatenart an.

Daß das mikroskopische Querschnittsbild einer dunkler gefärbten "Membran" noch kein Beweis einer plasmolysierbaren festen Pflanzenmembran ist, geht schon daraus hervor, daß auch die Haptogenmembran einer nackten Amöbe mikroskopisch dasselbe Bild darbietet. Daß andererseits Swellengrebel nicht den Beweis der Plasmolyse erbracht hat, wurde oben schon gezeigt.

Damit fällt das wichtigste Argument, das Gross für die Bakteriennatur der Cristispiren anführt, weg. Die Organisation des Innenkörpers (einreihige Wabenreihe, Fehlen distinkter Kerne) ist aber gleichfalls kein Beweis für die Bakteriennatur, da wir einerseits Bakterien mit distinkten Kernen, andererseits Protozoenzellen ohne distinkte Kerne, wie die Microgameten der Plasmodien usw., kennen. Die Bakteriennatur scheint uns somit mindestens so hypothetisch wie die Flagellatennatur, während unsere oben mitgeteilten Resultate die Cristispiren wenigstens unbedingt als tierische Protisten erscheinen lassen, wenn auch ihre Stellung im System der Protozoen zunächst ganz offen bleiben muß.

### Literaturverzeichnis.

- BREINL, A. (1907): On the Morphologie and Life History of Spirochaeta Duttoni. Ann. Trop. Med. Paras. V. 1.
- Fantham, H. (1908): Spirochaeta balbianii (Certes) and Spirochaeta anadontae (Keysselitz): their Movements, Structur and Affinities. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 52.
- FUHRMANN (1909): Die Geißeln von Spirillum volutans. Centralbl. Bakt. 2. Abt. Bd. 25.
- GUILLIERMOND, A. (1908): Contribution à l'étude cytologiques des Bacilles endosporées. Arch. Protistenk. Bd. 12.
- HARTMANN, M. (1907): Praktikum der Protozoologie. 1. Aufl. Jena.
- Hölling, A. (1907): Spirillum giganteum und Spirochaeta balbianii. Centralbl. Bakt. Abt. 1 Bd. 44.
- KEYSSELITZ (1907): Über die undulierende Membran bei Trypanosomen und Spirochaeten. Arch. f. Protistenk, Bd. 10.
- Koltzoff, N. (1909): Über die Gestalt der Zelle. II. Arch. f. Zellforsch. Bd. 2 Lühe, M. (1906): Die im Blute schmarotzenden Protozoen und ihre nächsten Verwandten. in Mense's Handbuch der Tropenkrankheiten Bd. 3.
- MÜHLENS, P. u. HARTMANN, M. (1906): Über Bacillus fusiformis und Spirochaeta dentium. Zeitschr. Hyg. Bd. 55.
- Schellack (1909): Studien zur Morphologie und Systematik der Spirochäten aus Muscheln. Arb. kais. Gesundheitsamt Bd. 30.
- Swellengrebel, N. H. (1907): Sur la cytologie comparée des Spirochètes et des Spirilles. Ann. Inst. Pasteur T. 27.
- (1908): Erwiderung auf die Arbeit des Herrn Dr. Hölling: Spirillum giganteum und Spirochaeta balbianii. Centralbl. Bakt. 1. Abt. Orig. Bd. 46.
- (1909): Neuere Untersuchungen über die vergleichende Cytologie der Spirillen und Spirochäten. Ibid. Bd. 49.
- ZETTNOW (1908): Über SWELLENGREBEL'S Chromatinbänder in Spirillum volutans. Centralbl. Bakt. 1. Abt. Orig. Bd. 46.

## Tafelerklärung.

Die sämtlichen Figuren sind mit dem Abbr'schen Zeichenapparat, Zeiss-Immers. 2 mm, Tubuslänge 170 mm, Ocular 12 u. 18 entworfen. Tafel 5 u. 6 sind auf <sup>2</sup>/<sub>3</sub> ihrer ursprünglichen Größe verkleinert.

#### Tafel 5.

- Fig. 1. Übersichtsbild von Spir. anadontae unter besonderen Kautelen angefertigt. Völlig normale Spirochäten. Fix. S.-A. Färb. E.-H.
- Fig. 2—4. Ganz leicht lädierte Individuen von Spir. anadontae. Fix. S.-A. Färb. E.-H.
- Fig. 5 u. 6. Stärker angegriffene Individuen von Spir. anadontae und balbianii. Fix. Flemming und S.-A. Färbung E.-H.
- Fig. 7—9. Auf dem Deckglas angetrocknete Spirochäten, teils in der Flamme, teils in Alkohol fixiert. Die kugelige Anschwellung bei Fig. 8 und die kolbige Verdickung bei Fig. 9 sind auf Osmose zurückzuführen.
- Fig. 10 u. 11. Einrollungsformen von Spir. anadontae, hervorgerufen durch Behandlung mit stärkeren NaCl-Lösungen.

#### Tafel 6.

Sämtliche Präparate nach Romanowsky-Schilling gefärbt.

- Fig. 12—14. Ziemlich stark angegriffene Spir. balbianii. Periplast abgehoben. Unverletzter Spirochätenkörper.
- Fig. 15. Spir. balbianii, die oben einen Querschnitt zeigt, der als Teilungsmarke gedeutet werden könnte.
  - Fig. 16 u. 17. Stadien von echten Querteilungen bei Spir. balbianii.
- Fig. 18. Besondere Anordnung des Chromatins bei *Spir. balbianii*, in Form von unregelmäßigen Flecken, im Gegensatz zu den kreisrunden Volutinkörnern bei Spirillen.
  - Fig. 19 u. 20. Periplastlose Individuen von Spir. balbianii und anadontae.
  - Fig. 21 u. 22. Spir. recurrentis mit deutlicher sog. undulierender Membran.
- Fig. 23. Bilder von aufgesplittertem Randfaden bei Trypanosoma brucei, ähnlich der Auffaserung des Randfadens und der Fibrillen bei Spirochäten. (Vgl. Taf. 5 Fig. 7—11.

#### Tafel 7.

Sämtliche Präparate mit E.-H. gefärbt und größtenteils mit S.-A. fixiert.

- Fig. 1-5. Spirillum volutans nach Zettnow-Geißelfärbung gefärbt. Die Geißeln treten durch eine Öffnung in der Membran in das Körperinnere.
- Fig. 6—29. Plasmolyseformen aller Art von Spirillum volutans. Fig. 10 u. 18 zeigt den Ursprung der Geißel aus dem Plasma, was hier recht deutlich wird durch die Retraktion des Plasmas von der Membran.
  - Fig. 30-34. Spirillum volutans mit Aq. dest. behandelt.



## A. Hölling, Untersuchungen über Spirochäten und Spirillen.

Fig. 35. Spirillum volutans mit 30 proz. Kalilauge behandelt.

Fig. 36-43. Normale Individuen von Spirillum volutans.

Fig. 44 u. 45. Formen aus einer 11/2 jährigen Spirillenkultur.

Fig. 46-48. Normale Spirillen. An Stelle der Volutinkörner zeigen sich schwarzumränderte kreisrunde helle Lücken.

Fig. 49-51. Involutionsformen.

#### Tafel 8.

Sämtliche Präparate sind teils nach Girmsa, teils nach Romanowsky-Schilling gefärbt.

Fig. 1-15. Normale Spirillen.

Fig. 16-22. Spirillen aus älterer Kultur.

Fig. 23-27. Spirillen mit 30 proz. Kalilauge behandelt.

Fig. 28. Spirillen mit Aq. dest. behandelt.

Fig. 29-40. Involutionsformen aller Art.

# Fremdkörperskelete bei tripyleen Radiolarien.

Vierte Mitteilung über Tripyleen.

Von
A. Borgert (Bonn).

(Hierzu 7 Textfiguren.)

Die ersten Mitteilungen über das Vorkommen von Fremdkörperskeleten bei tripyleen Radiolarien stammen aus dem Jahre 1891. In meiner Arbeit über die Dictyochiden 1) führte ich damals den Nachweis, daß die hütchenförmigen oder steigbügelähnlichen Kieselgebilde, wie sie R. HERTWIG und HAECKEL bei gewissen Tripvleen an der Oberfläche des Kalymma fanden und für ein Erzeugnis des hielten, die Skelete Radiolarienkörpers kleiner selbständiger Flagellaten seien. Die in Frage stehenden, mit einem Kieselpanzer ausgestatteten Flagellatenformen, unter denen eine Reihe sich auf mehrere Gattungen verteilender Arten zu unterscheiden ist. vereinigte ich in einer besonderen, als "Silicoflagellaten" bezeichneten Gruppe. Für die betreffenden Tripyleen, die in der angegebenen Weise Dictyochidenpanzer (oder auch Kieselbildungen anderer Herkunft) zur Bekleidung der Körperoberfläche verwenden, schlug ich den Namen "Caementelliden"<sup>2</sup>) vor.

Handelt es sich in den vorerwähnten Fällen um die Aufnahme kleiner Kieselstückchen, die in mehr oder minder dichter Lagerung,



<sup>1)</sup> A. Borgret: Über die Dictyochiden, insbesondere über Distephanus speculum, sewie Studien an Phaeodarien. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 51 1891.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>) A. Borgert: Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speciell von Aulacantha scolymantha H. Teil II. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 14 1909.

aber immer in loser Anordnung über die Körperoberfläche verteilt erscheinen, so machte uns vor einigen Jahren Immermann¹) mit einem andern Modus der Verwendung kieseliger Bildungen fremden Ursprungs bekannt, der bei Tripyleenarten mit im übrigen eigen en Skeletausscheidungen zu finden ist. Bei gewissen Aulacanthidenformen, für die Immermann das neue Genus Aulokleptes begründete, beobachtete er, daß Diatomeenschalen verschiedener Gattungen die Grundlage der radiär gestellten Stacheln bilden. Die Diatomeenpanzer werden nach ihrer Aufnahme in den Körper des Radiolars

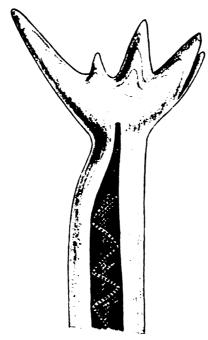


Fig. 1.

von diesem mit Kieselsäure überkleidet und an ihrem äußeren Ende gestaltet sich der mehr und mehr in die Dicke wachsende Überzug zu den für die betreffende Radiolarienart charakteristischen Verästelungen aus. Fig. 1 gibt das distale Ende eines Stachels von Aulokleptes flosculus IMMER-MANN wieder. 2) Im Innern erkennt man deutlich die als Grundlage des Stachels dienende Rhizosolenie. Außerdem aber bestehen auch die tangential gelagerten. bald in geringerer Menge vorhandenen, bald reichlicher anzutreffenden nadelartigen Gebilde bei den in Rede stehenden Aulacanthiden aus leeren Diatomeenschalen.

V. HAECKER <sup>8</sup>) konnte die Befunde von Immermann bestätigen

und weiter noch feststellen, daß Aulokleptes gelegentlich auch die Kieselbildungen anderer Aulacanthiden zum Bau seiner Skeletteile

<sup>1)</sup> F. Immermann: Die Tripyleenfamilie der Aulacanthiden der Plankton-Expedition. in: Ergebn. der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung Bd. III L. h. 1 1904.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>) Nach Immermann (l. c. Taf. II, Fig. 1) aus A. Steuer, Planktonkunde 1910 (Fig. 327).

<sup>3)</sup> V. HAECKER: Tiefsee-Radiolarien. Die Tripyleen, Collodarien und Microradiolarien der Tiefsee. in: Wissenschaftl. Ergebn. d. Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer "Valdivia" 1898—1899. Bd. 14 1908.

benutzt, so die Radialstacheln von Aulacantha und Aulographonium. HAECKER beobachtete ferner, daß gewisse Arten des Genus Aulodendron sich ähnlich wie Aulokleptes verhalten, nämlich Aulodendron antarcticum und verticillatum, die ebenfalls Diatomeengehäuse als Fremdkörperunterlage für die Stachelbildung verwenden.

Bei mehreren anderen Aulacanthiden findet nach HAECKER eine einfache Einverleibung der Radialstacheln fremder Arten aus der gleichen Familie statt, ohne daß die Stacheln durch Umgebung mit neuer Kieselsubstanz in ihrer Form verändert würden. Sie werden so. wie sie sind, in radiärer Lage den eigenen Radialstacheln eingereiht. Besonders oft finden in dieser Weise die Radialstacheln von Aulacantha scolymantha Verwendung. An Arten, die sich in der eben angegebenen Weise "mit fremden Federn schmücken", sind vor allem Aulographis pandora und Auloceros arborescens zu nennen. Die letztgenannte Form scheint hinsichtlich der Natur der aufgenommenen Fremdkörper sich einen recht weiten Spielraum zu gestatten, denn HAECKER fand bei ihr die Radialstacheln der verschiedensten Aulacanthidenarten, außerdem aber auch die Schalen der Diatomee Rhizosolenia. Aus einer Abbildung V. HAECKER'S (l. c. Taf. X, Fig. 102) ersehe ich, daß die betreffende Species selbst die Skelete kleiner Tripvleen, so z. B. Challengeriden- und Porospathidengehäuse, gelegentlich ihrem Weichkörper einverleibt.

Wie aus dem Gesagten zu entnehmen ist, lassen sich hinsichtlich der Art der Verwendung der Fremdkörper zwei verschiedene Modifikationen unterscheiden. In dem einen Falle handelt es sich um eine Einfügung der unveränderten Kieselgebilde fremder Herkunft in den betreffenden Tripyleenorganismus, bzw. um eine von letzterem vollzogene oberflächliche Auflagerung dieser Hartgebilde, auf der andern Seite sehen wir einen Einbau der fremden Kieselstücke in das Skelet der dieselben aufnehmenden Tripyleenform vor sich gehen, wobei der Fremdkörper mit neuer Kieselsäure umgeben wird und seine äußere Gestalt eine mehr oder minder weitgehende Veränderung erfährt. Daß einfache Ein- oder Auflagerung und gleichzeitig mit Umkleidung durch neue Kieselsubstanz verbundener Einbau kieseliger Fremdkörper bei demselben Individuum anzutreffen ist, erwähnte ich schon, als ich von Immermann's Befunden über die Bildung der Skeletteile von Aulokleptes sprach.

Im Zusammenhange mit diesen bei Tripyleen gemachten Beobachtungen sei hier auf ähnliche Erscheinungen bei anderen Radiolarienformen hingewiesen, wo gelegentlich ebenfalls kieselige Fremdkörper direkt zum Aufbau des Skelets Verwendung finden. So sah ich in einem Falle bei einer Spongodrymus elaphococcus H. sehr nahe stehenden Art aus dem Mittelmeer mehrere Hütchen von Dictyocha stapedia H. in das Maschenwerk der verzweigten, miteinander anastomosierenden Radialstacheln eingebaut. Ich habe diese Beobachtung bereits früher 1) einmal erwähnt und weiter darüber bemerkt: "Die Stacheln der Dictyochide setzten sich hier in lange feine Fäden fort, die sich in größerer oder geringerer Entfernung von dem kleinen Gehäuse ganz so, wie die Ausläufer der Spongodrymus-Stacheln verzweigten." Es handelt sich dabei also um eine Erscheinung, die sehr wohl mit den bei Aulokleptes festgestellten Vorgängen verglichen werden kann, wenngleich bei Spongodrymus die Einfügung der Dictyochidenpanzer in das Skeletgebilde der Radiolarienart nicht mit einer vollständigen Umhüllung der kleinen Gehäuse durch fremde Kieselsubstanz verbunden ist.

Ich komme wiederum auf die Tripyleen zurück, und möchte vor allem diejenigen Fälle etwas näher ins Auge fassen, in denen es sich um äußere Auflagerung der fremden Kieselteile auf den im übrigen skeletlosen Radiolarienkörper handelt, wie wir es bei den Angehörigen der Familie der Caementelliden beobachten. Ich werde dann weiterhin zeigen, daß eine derartige Verwendung kieseliger Fremdkörper nach neueren Beobachtungen nicht auf die eben genannten Tripyleen beschränkt ist, sondern daß ganz entsprechende Erscheinungen auch innerhalb einer andern Familie angetroffen werden, die mit den Caementelliden keineswegs besonders nahe verwandt ist, sondern allem Anschein nach enge Beziehungen zu den Medusettiden besitzt, ich meine die von mir unter dem Namen der Atlanticelliden zusammengefaßten Formen.

Was zunächst die Caementelliden betrifft, so ist bei diesen Formen das zur Verwendung kommende Fremdkörpermaterial viel reichhaltiger, als nach den ersten Beobachtungen anzunehmen war. Außer den schon erwähnten Silicoflagellaten-(Dictyochiden-)Panzern werden Diatomeenschalen mannigfacher Gestalt, ganze Radiolarienskelete kleinerer Arten und alle möglichen kieseligen Bruchstücke der verschiedensten Herkunft aufgenommen. Mit dieser Verschiedenheit der Kieselteile wechselt aber auch gleichzeitig in hohem Grade das Aussehen der sich mit ihnen bedeckenden Tripyleen. Schon die äußere Körperform ist von der Beschaffenheit der verwendeten

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>) A. Borgert: Mitteilungen über die Tripyleenausbeute der Plankton-Expedition. II. Die Tripyleenarten aus den Schließnetzfängen. in: Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. etc., Bd. 19. 1903, p. 758.

Hartgebilde in hohem Grade abhängig. Dort, wo die letzteren nur klein sind, vermögen sie die den betreffenden Tripyleen ursprünglich zukommende Kugelform nicht erheblich abzuändern. Anders

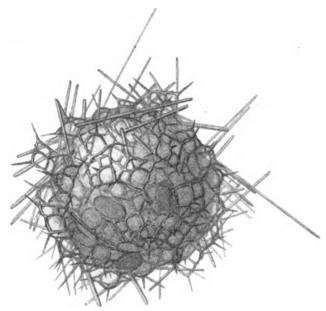


Fig. 2.

jedoch, wenn es sich um flächenbildende oder sonst umfangreichere Körper handelt. In diesem Falle kann durch sie die sphärische

Gestalt des von ihnen umkleideten Radiolars völlig unterdrückt und die Kugel zu einem würfelähnlichen Gebilde oder auch zu einer unregelmäßigen klumpenartigen Masse umgestaltet werden.

Ich will hier ein paar solche verschiedene Fälle zur Darstellung bringen und wähle zunächst eine Caementellide aus (s. Fig. 2), bei der die kugelige Körperform noch sehr gut erhalten ist. Die Oberfläche ist hier hauptsächlich mit Gehäusen von Dictyocha stapedia H. bedeckt, zwischen denen sich ganze

Archiv für Protistenkunde. Bd. XXIII.

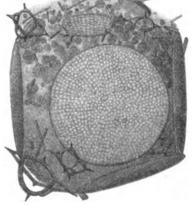


Fig. 3.

•

Panzer oder Schalenbruchstücke von Diatomeen eingefügt finden, und zwar von einer trommelähnlichen und einer fadenförmigen Art.

Das folgende Bild (Fig. 3) gibt eine andere Caementellide wieder, deren Körper unter dem Einfluß der ihn bekleidenden Kieselgebilde eine fast würfelförmige Gestalt angenommen hat. Die Seiten sind abgeflacht und werden durch Schalenstücke von Coscinodiscus excentricus Ehbg. bekleidet, während Dictyochenpanzer und verschieden gestaltete kleinere Kieselteile unbekannter Herkunft in die von den großen Diatomeenscheiben unbedeckt gebliebenen Zwischenräume eingefügt sind.

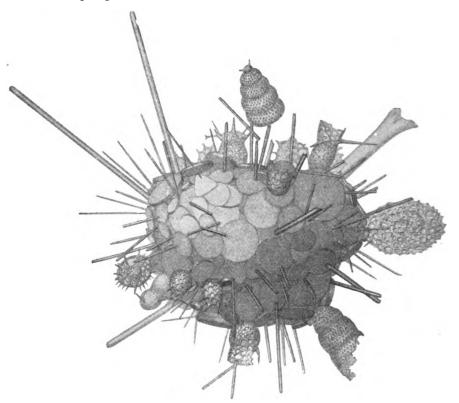


Fig. 4.

In Fig. 4 sehen wir ein größeres, unregelmäßig länglichrundes Gebilde vor uns, das den Körper einer mit Kieselteilen verschiedener Natur überkleideten Caementellide darstellt. Die Hauptmasse der Auflagerungen besteht in diesem Falle wiederum aus Panzern von Coscinodiscus excentricus Ehbg., die in dicht gedrängten Massen, sich

mit den Rändern z. T. übergreifend, die Oberfläche der Tripyleenform bedecken. Ihnen gesellen sich vereinzelte Gehäuse von Asteromphalus heptactis Ralfs und Triceratium zu. Dazwischen sehen wir, mit der Längsachse senkrecht auf der Oberfläche des Tripyleenkörpers stehend, die Skelete verschiedener Radiolarienformen (Nassellarien und Spumellarien) in die Fremdkörperhülle eingefügt. Außerdem bemerkt man noch zahlreiche sonstige, radiär nach allen Seiten weisende Kieselgebilde, darunter Schalen einer Nitzschia angulares nahe stehenden Diatomeenart, einen einzelnen derben, mit dem verdickten Basalende nach außen gerichteten Castanellidenstachel, sowie andere, am äußeren Ende zugespitzte Kieselstacheln, über deren Herkunft nichts Sicheres zu ermitteln war.

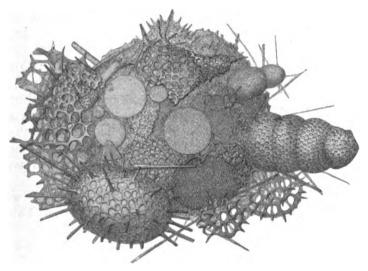


Fig. 5.

Während in dem eben geschilderten Falle unter dem Fremdkörpermaterial die Diatomeenpanzer überwiegen, daneben aber als Bestandteil der Kieselhülle die Skelete verschiedener kleiner Radiolarienformen uns entgegentreten, bietet sich uns bei der in Fig. 5 abgebildeten Caementellide ein Beispiel dafür, daß das Mengenverhältnis der beiden Arten von Kieselbildungen auch ein umgekehrtes sein kann. Wir haben hier eine Caementella-Form vor uns mit länglichrundem Körper, der dicht überkleidet ist mit den Skeleten und den Bruchstücken von Gehäusen verschiedener Microradiolarienarten. Die außerdem vorhandenen Diatomeenschalen, nämlich die Panzer

von Coscinodiscus excentricus Ehbg., Coscinodiscus lineatus Ehbg., Triceratium sowie einer fadenförmigen Species, treten als Bestandteil der Fremdkörperhülle dagegen mehr in den Hintergrund.

Ich habe schon früher 1) die Frage aufgeworfen, ob die Caementelliden eine besondere Gruppe von Formen darstellen, die nie eigene Skeletausscheidungen aufzuweisen haben, oder ob es sich bei ihnen nicht vielleicht nur um Jugendstadien anderer Tripyleenspecies handle, die im Verlaufe der Weiterentwicklung in den Besitz selbst erzeugter Kieselbildungen gelangen und ferner, ob sich in den bezüglich der Natur und Beschaffenheit der aufgenommenen Fremdkörper bestehenden Unterschieden auch eine Verschiedenheit der Artzugehörigkeit ausspricht.

Ohne hier auf alle Einzelheiten nochmals einzugehen, will ich nur kurz das schon an anderm Orte Gesagte wiederholen, daß die Feststellung von Fortpflanzungserscheinungen bei den in Rede stehenden Organismen uns "zum mindesten gewisse, den Caementellidencharakter tragende Formen" als voll entwickelte Tripyleen erscheinen lassen muß, die "diese Stufe der Organisation in ihrem Leben überhaupt nicht überschreiten". Dabei besteht aber noch die Möglichkeit, daß es neben letzteren Formen auch noch andere gibt, die als ursprünglich nackte Jugendzustände sich zunächst eine Fremdkörperhülle bauen, um dann späterhin durch Ausscheidung eigener Skeletbildungen die Gestalt irgend einer andern uns bekannten Tripyleenart anzunehmen.

Der zweite oben berührte Punkt, ob nämlich — mögen wir nun Jugendzustände oder voll ausgebildete Tripyleen vor uns haben — der Unterschied in der Zusammensetzung und dem Bau der Fremdkörperhülle in den einzelnen Fällen schon allein der Ausdruck einer Artverschiedenheit sei, bedarf vielleicht noch mehr der Klärung.

Es liegt nahe, dabei zunächst diejenigen Fremdkörper aufnehmenden Tripyleen ins Auge zu fassen, die durch Bildung eigener Skeletteile eine Feststellung der Species zulassen. Ich denke dabei in erster Linie an die Aulokleptes-Arten. Immermann (l. c. p. 22) gibt an, daß "von diesen Aulacanthiden keine Auswahl bei der Aneignung der Fremdkörper getroffen wird", und auch durch V. HAECKER's



<sup>1)</sup> A. Borgert: Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speciell von Aulacantha scolymantha H. Teil II. in: Arch. f. Protistenk Bd. 14, 1909, p. 204 ff. und

A. Borgert: Die tripyleen Radiolarien der Plankton-Expedition. *Phaeodinidae*, Caementellidae und Cannorrhaphidae. in: Ergebn. d. Plankton-Exped. Bd. III L. h. 7, 1909, p. 296 ff.

Untersuchungen (l. c. p. 15 u. 16) wissen wir, daß eine und dieselbe Species Kieselteile recht verschiedener Herkunft aufnehmen kann.

Was die Caementelliden betrifft, so ist es allerdings überraschend. zu sehen, wie einheitlich die Hülle vielfach gebaut ist, indem fast ausschließlich eine Fremdkörperart, beispielsweise Dictvochenskelete. zur Verwendung gelangen. Wenn man neben einer solchen Caementellide eine andere sieht, die ihren Panzer fast nur aus Diatomeenschalen oder Radiolarienskeleten gebaut hat, dürfte man zunächst geneigt sein, auf Grund der bestehenden Verschiedenheit des Aussehens auch eine solche der Artzugehörigkeit anzunehmen. Dennoch habe ich den Eindruck gewonnen, "daß sich in der wechselnden Beschaffenheit der Bekleidung des Weichkörpers allein keineswegs schon specifische Unterschiede aussprechen und daß eine Artunterscheidung verfehlt sein würde, die sich lediglich auf die Natur und Gestaltung der Kieselteile gründen würde". So habe ich denn trotz aller Mannigfaltigkeit der Panzerbildungen auf die Aufstellung einzelner Arten verzichtet und sämtliche mir begegneten Erscheinungsformen, wenigstens zunächst, unter einem Speciesnamen, Caementella loricata, vereinigt. Welche Ursachen zu der bestehenden Vielgestaltigkeit beitragen mögen, habe ich schon an anderer Stelle erwogen und habe bei der Gelegenheit auch auf gewisse Unterschiede hingewiesen, die der Weichkörper aufweist. Ich mußte aber unentschieden lassen. ob es sich hierbei um Artverschiedenheit oder nicht vielleicht nur um Differenzen des Alters und der Entwicklungsstufe handle.

Anders scheinen nach Rhumbler 1) die Dinge bei den ein Fremdkörperskelet sich bauenden Foraminiferen zu liegen; hier wählen die einzelnen Species sorgfältig aus unter den Bausteinen, die sie für ihre Hüllbildungen verwenden, "so daß man nur sehr selten verschiedenartige Fremdkörpermaterialien in der gleichen Schale nebeneinander antrifft". Bei diesen Formen kommt vor allem auch noch die chemische Natur der Fremdkörper in Frage. Während sich die Caementelliden allen bisherigen Beobachtungen zufolge auf Kieselgebilde beschränken, sehen wir bei den Foraminiferen auch noch eine Auswahl erfolgen zwischen kieseligen, kalkigen und anderen Partikelchen. Hier "bevorzugt oder verwendet ausschließlich die eine Species Quarzkörnchen oder Kieselnadeln, die andere Kalkkrümel oder Kalknadeln; eine dritte baut ihre Gehäuse noch exklusiver nur



<sup>1)</sup> L. RHUMBLER: Die Foraminiferen (Thalamophoren) der Plankton-Expedition. İ. Teil: Die allgemeinen Organisationsverhältnisse der Foraminiferen. in: Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldtstiftung Bd. III L. c. 1911.

aus kieseligen, eine vierte nur aus kalkigen Schwammnadeln auf u. dgl. m.". Da gewisse Arten eine bestimmte Kategorie von Fremdkörpern brauchen, so werden die betreffenden Species in den Gegenden vermißt, wo das von ihnen verlangte Material fehlt.

Ich glaube, daß auch bei den Caementelliden die Bekleidung des Protoplasmaleibes mit kieseligen Hartgebilden in erster Linie die Aufgabe hat, eine Schutz- oder Festigungsvorrichtung für die weiche Körpermasse der genannten Tripyleenformen zu schaffen. Daß es sich um die Aufnahme von Kieselsäure zum Aufbau eigener Skeletteile handelt, halte ich nicht für wahrscheinlich. Einerseits ist es durchaus noch unentschieden, ob es Caementelliden gibt, die in späteren Stadien der Entwicklung über selbsterzeugte Skeletbildungen verfügen, andererseits bezweifle ich im Gegensatz zu V. HAECKER überhaupt, daß der Radiolarienkörper befähigt ist, feste Kieselsäure in Lösung zu bringen. Mir ist im Laufe der Jahre eine große Menge von Tripyleenmaterial zu Gesicht gekommen, aber ich entsinne mich nie beobachtet zu haben, daß kieselige Fremdkörper, sei es, daß sie sich im Innern des Radiolarienleibes, im Phaeodium, bei skeletführenden Formen vorfanden, sei es, daß es sich um oberflächlich eine Caementellide überkleidende Hartgebilde solcher Art handelte, Spuren beginnender Auflösung gezeigt hätten.

In der verschiedenen Anbringung der Kieselstücke auf der Körperoberfläche und auch bis zu einem gewissen Grade in ihrer Auswahl sprechen sich offenbar Anpassungserscheinungen aus; das notwendige Bestreben, die Schwebfähigkeit zu erhalten, wird immer von Einfluß auf die Ausgestaltungsweise der Fremdkörperhülle sein. Bei einer zu starken Belastung des Körpers mit Kieselteilchen könnte außer durch Abstoßung besonders störender Stücke auch durch Aufnahme langgestreckter, leichter Stäbe oder Stacheln, die in radiär oder tangential von der Oberfläche abstehender Lage der Fremdkörperhülle eingefügt würden, das richtige Verhältnis wieder hergestellt werden. Beispiele solcher Art bieten die beiden in Fig. 2 u. 4 abgebildeten Fälle dar. Die an die Stachelstellung der Aulacanthiden erinnernde radiäre Anordnung aller nicht flächigen und daher nicht gerade zur Bekleidung des Protoplasmakörpers verwendeten Kieselteile tritt außerordentlich deutlich bei der in Fig. 4 dargestellten Caementellide zutage, während Fig. 2 uns einen Fall vor Augen führt, in dem den langgestreckten Teilen eine tangentiale Lage gegeben wurde. Wo Dictyochidenpanzer zur Verwendung kommen, findet man sie, abgesehen von vereinzelten Stücken, die sich möglicherweise infolge von Verletzung bei der Fischerei oder der nachträglichen Behandlung anders orientiert zeigen, allgemein mit dem Basalring auf der Körperoberfläche der Caementellide ruhen. Es ist das gleichzeitig diejenige Lage, in der die Kieselstücke die größte, und daher zur Befestigung günstigste Berührungsfläche darbieten.

Nun gibt es, wie ich neuerdings feststellen konnte, außer den Caementelliden auch noch andere Tripyleenformen, die, eines eigenen Skeletes entbehrend, ihre Körperoberfläche mit kieseligen Fremdkörpern bedecken, und zwar beobachten wir diese Erscheinung innerhalb der von mir aufgestellten Familie der Atlanticelliden. 1) Die genannten Organismen zeichnen sich bekanntlich dadurch aus, daß sie eine blasenartig aufgetriebene, gelegentlich mit sack- oder fingerförmigen Ausstülpungen ihrer Wandung versehene Zentralkapsel besitzen. Bisher war eine Reihe von Arten aus dieser Familie beschrieben worden, unter denen sich einerseits solche mit eigenen Kieselausscheidungen befinden (gewisse Arten des Genus Halocella und Atlanticella), andererseits aber auch Formen, bei denen die Zentralkapsel völlig frei liegt und jede kieselige Skeletbildung vermißt wird (Genus Lobocella, Cornucella, Globicella).

Unter Planktonmaterial, das Herr Dr. Schmidt bei Villefranche gefischt hatte und das er mir freundlichst zur Verfügung stellte, fand ich nun den Vertreter einer neuen, durch den Besitz eines Fremdkörperskeletes ausgezeichneten Gattung, für die ich die Bezeichnung Miracella vorschlagen möchte; die betreffende Art möge wegen der eiförmigen Gestalt ihres Körpers Miracella ovulum heißen (s. Fig. 6).

Über die Zugehörigkeit unserer Form zu der Familie der Atlanticelliden dürfte kaum ein Zweifel bestehen. Zum Unterschied jedoch von den bisher bekannt gewordenen Species dieser Tripyleengruppe weist die Zentralkapsel bei der hier neu zu beschreibenden Art eine stellenweis dichtere, an anderen Stellen lockerere Überkleidung mit Kieselbildungen fremden Ursprungs auf, unter denen Dictyochenpanzer den weitaus wichtigsten Bestandteil bilden. Dazu kommen noch vereinzelte Radiolarienskelete und Diatomeenschalen, sowie eine Anzahl feinster Kieselstacheln, über deren Herkunft ich Bestimmtes nicht ermitteln konnte. Die Dictyochenpanzer zeigen die gleiche Lage, in der wir sie bei den Caementelliden anzutreffen ge-



<sup>1)</sup> A. Borgert: Die tripyleen Radiolarien der Plankton-Expedition. Atlanticellidae. in: Ergebn. der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung Bd. 3, L. h. 3,

A. Borgert: Über ein paar interessante neue Protozoenformen aus dem Atlantischen Ozean und anderes. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 9 1907.

wohnt sind, sie sind also auch hier mit ihrer breiten Basalfläche dem Tripyleenkörper aufgelagert, und zwar ist es im vorliegenden Falle, zum Unterschied von den Verhältnissen, wie sie bei den Caementelliden bestehen, die Wandung der blasenartig aufgetriebenen Zentralkapsel selbst, die den kleinen Kieselkörperchen als Unterlage dient.

Was im übrigen die Organisation unserer Miracella betrifft, so läßt sich deutlich eine orale und eine aborale Partie an dem eiförmigen Körper unterscheiden. An der oralen Seite fand ich den Körper — wenigstens an Schnittpräparaten (s. Fig. 7) — etwas



Fig. 6.

abgeplattet. Die ganze orale Region ist außerdem von einer kappenförmigen Ansammlung größerer und kleinerer Phaeodellen dicht umhüllt. Den oralen Pol selbst bezeichnet die in der Einzahl vorhandene Hauptöffnung oder Astropyle, deren Bau weitgehende Übereinstimmung mit demjenigen der entsprechenden Bildungen an den Zentralkapseln anderer Tripyleen — beispielsweise der Aulacanthiden - zeigt.

Die Wandung der Zentralkapsel von Miracella ist kräftig, doch habe ich keine Anzeichen für das Vorhandensein zweier besonderer Schichten gefunden, die der Ento- und Ectocapsa anderer Tripyleenarten entsprechen würden.

Der protoplasmatische Inhalt der Blase, das Entoplasma, liegt mit seinem Hauptquantum in der oralen Hälfte der Zentralkapsel; es bildet hier eine sich gegen das Zentrum der Blase hin erstreckende Ansammlung, die in breiter Masse an die orale Kapselwand herantritt. In der dem Mittelpunkt der Zentralkapsel genäherten Partie findet sich der vom Entoplasma rings umschlossene große ovale Kern, dessen Längsachse mit derjenigen der ganzen Zentralkapsel etwa in die gleiche Richtung fällt. Das Entoplasma ist von Vacuolen durchsetzt und zeigt im Bereiche der Hauptöffnung die charakteristische, offenbar auch hier durch Lamellen hervorgerufene radiäre Streifung.

Von der Oberfläche der Hauptmasse des Entoplasmas ziehen dünnere radiäre Ausläufer allseitig ringsum zur Blasenwandung.

Ich habe diese strahligen Protoplasmazügeanfänglich für einfache dünne Stränge gehalten, habe mich dann an Schnitten aber bald überzeugt, daß es sich um flächige Bildungen. Plasmalamellen handelt. und weiter, daß die zwischen ihnen gelegenen Partien als blasige, im Leben wahrscheinlich mit Flüssigkeit erfüllte Hohlräume anzusehen sind, deren Umgrenzung eben von diesen Protoplasmawänden bildet wird. Ich habe auch Querverbindungen zwischen den radiären Lamellen gesehen und verweise dabei

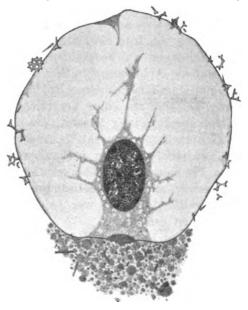


Fig. 7.

auf den in Fig. 7 abgebildeten Schnitt, der diese Dinge erkennen läßt. Wir kommen mithin zu dem Resultat, daß die Zentralkapsel von einem in den peripheren Partien große Vacuolen aufweisenden, in der zentralen Hauptmasse aber wesentlich feiner vacuolisierten Entoplasma erfüllt ist.

Eine bemerkenswerte Bildung ist noch zu erwähnen. Am aboralen Pole der Hauptachse, also der Astropyle gegenüber, sehen wir eine etwas größere Protoplasmaansammlung, die sich mit deutlich verbreiterter Basis an die Innenwandung der Zentralkapsel ansetzt, während die zugespitzte entgegengesetzte Seite in der Richtung auf den oralen Pol weist. In ihrer Verlängerung erkennt man einen besonders langen und stellenweise verdickten Protoplasmazug, der aller Wahrscheinlichkeit nach bei dem lebenden Tier mit iener breiteren Ansammlung an der Kapselwandung im Zusammenhang stand und nur beim Schneiden oder bei der Vorbehandlung zerrissen ist. Ich habe diese besondere Bildung bei der Untersuchung in toto nicht bemerkt, die der Oberfläche aufgelagerten Kieselkörperchen ließen eine genaue Feststellung aller Einzelheiten des Innenbaues nicht zu, und speziell in den Randpartien, wo die kieseligen Auflagerungen infolge der Krümmung der Außenfläche dicht gedrängt erscheinen, war es nicht möglich, die inneren Strukturen mit ausreichender Deutlichkeit zu erkennen.

Was aus den Schnitten in dieser Beziehung hervorgeht, ist insofern noch von Interesse, als wir bei anderen Atlanticelliden ähnliche Bildungen zu beobachten Gelegenheit haben. Ich verweise z. B. auf die Abbildung von Halocella gemma, 1) wo ein — offenbar auch nur durch mechanische Einflüsse zerrissener — Protoplasmastrang, der sich mit einer Verbreiterung am aboralen Pole an der Zentralkapselwandung ansetzt, die Zentralkapsel in der Richtung der Hauptachse durchzieht. 2) Auch bei Lobocella und Cornucella 3) sind gewisse Strukturen vorhanden, die wohl als ein Äquivalent dieses Protoplasmastranges anzusehen sind. Eine derartige radiäre Auffaserung an der Kapselwandung, wie sie der "Fontänenstrom" der Lobocella aufweist, war jedoch weder bei Halocella, noch bei Miracella zu beobachten.

Über den Kern von Miracella will ich schließlich noch bemerken, daß er in seinem Bau irgendwelche Besonderheiten, durch die er aus dem Rahmen der sonst bei Tripyleen bestehenden Strukturverhältnisse herausfiele, nicht aufweist. Gegenüber dem Aulacantha-Kern speciell tritt bei unserem Objekt allerdings die radiäre An-

<sup>1)</sup> Über ein paar interessante neue Protozoenformen usw. Fig. 1. (Vgl. Anm. 1 auf S. 131, zweiter Titel.)

<sup>2)</sup> Nach den von V. HAECKER in seinem Werk über die Tiefseeradiolarien der "Valdivia" (p. 466, Fig. 100 u. 101) gegebenen Abbildungen der skeletlosen Halocella inermis findet sich bei dieser Form eine ganz ähnliche Bildung.

<sup>3)</sup> Fig. 2 u. 4 der in Anm. 1 zitierten Arbeit.

ordnung der Chromatinzüge fast ganz zurück. Kernstrukturen wie bei *Miracella* fand ich aber bei Castanelliden, wo eine ähnliche feinere Verteilung der chromatischen Substanz im Kernraume zu beobachten war.

Zum Schluß nur noch ein paar Bemerkungen allgemeinerer Art über die Stellung des Genus *Miracella* innerhalb der Familie der Atlanticelliden und das Verhältnis dieser Formen zu den anderen Tripyleen.

Dem Gros der Tripyleenarten, bei denen die Zentralkapsel rings von einer dicken Schicht, dem Kalymma, umgeben ist, steht eine kleine Gruppe von Formen gegenüber, die Atlanticelliden, deren zu einer mächtigen Blase vergrößerte Zentralkapsel einer derartigen Umhüllung entbehrt. Daß bei dem lebenden Tier statt dessen eine dünne Protoplasmalage vorhanden ist, die ihrerseits vielleicht auch noch Pseudopodien entsendet, erscheint wohl möglich, darüber fehlen noch Beobachtungen.

Von Interesse ist es nun, zu sehen, daß in bezug auf die Skeletbildungen bei den beiden Gruppen ein ausgesprochener Parallelismus besteht. Wie wir unter den Kalymma führenden Tripyleen Formen unterscheiden, die aller Skeletbildungen entbehren, dann andere, die sich eine Hülle aus Fremdkörpern bauen, und schließlich solche, die mit eigenen Skeletausscheidungen ausgestattet sind, so treten uns auch unter den kalymmalosen Tripyleen, den Atlanticelliden, diese drei Kategorien von Formen entgegen. Die Arten der Gattungen Lobocella, Cornucella und, wie es scheint, auch Globicella repräsentieren den ersten Fall. In dem Genus Miracella tritt uns die zweite Modifikation entgegen, während sich bei den Gattungen Atlanticella und Halocella<sup>1</sup>) infolge des Vorhandenseins selbstgebildeter Skeletteile die Verhältnisse der dritten Kategorie von Formen verwirklicht finden.

Man könnte nach dem Gesagten vielleicht daran denken, die zu den Tripyleen (sensu latiori) gehörenden Radiolarienarten in zwei Gruppen zu sondern, deren eine die meist schon durch die früheren Untersuchungen bekannten Familien in sich zu vereinigen hätte, während die andere die von mir als Atlanticelliden zusammengefaßten Formen umschließen würde. Eine scharfe Trennung dieser beiden Unterabteilungen wäre allerdings nicht durchführbar, denn



<sup>1)</sup> Bei beiden Gattungen sind auch skeletlose Individuen gefunden worden. Ob es sich dabei wirklich um besondere Arten handelt oder um Stücke, die zufällig ihre der Zentralkapsel nur lose angefügten Kieselteile eingebüßt hatten, ist noch nicht entschieden.

zwischen beiden Gruppen steht das Genus Nationaletta sowie die dieser nahe verwandte Gattung Planktonetta, die sich beide zwar durch den Besitz einer zu einer mächtigen Blase erweiterten Zentralkapsel und das Fehlen der dieselbe umgebenden dicken Kalymmaschicht auszeichnen, die andererseits aber doch in dem Bau ihrer Skeletbildungen so nahe Beziehungen zu den Medusettiden verraten, daß ich mich seinerzeit dafür entschied, die genannten beiden Genera der letzterwähnten Familie einzureihen. Augenscheinlich bietet sich uns aber an diesem Punkte die Stelle dar, wo wir den Zusammenhang, den Übergang von einer Formengruppe zur andern, zu suchen haben.

Bonn, im Mai 1911.

# Über die Berechtigung der Flagellatenordnung "Binucleata" und der Gattung "Prowazekia".

Eine Erwiderung an A. Alexeieff.

Von

#### Max Hartmann.

In einer kurzen Mitteilung "Sur quelques points de la structure des "Binucleates" de Hartmann" (Compt. Rend. Soc. Biol. T. 69 p. 532) wendet sich Alexeieff gegen die Berechtigung der von mir vorgeschlagenen Ordnung der Binucleaten. Er untersuchte die Morphologie und in einigen Fällen die Teilung folgender Binucleaten: Trypanoplasma intestinalis Léger, Tr. helicis Leidy, T. vaginalis Hesse, Bodo (Prowazekia) caudatus Duj., B. saltans (?) Ehrenb., Herpetomonas (Leptomonas) jaculum Léger, Herpetomonas de Calliphora erythrocephala, Trypanosoma Lewisi (KENT), Tr. Brucei PLIMMER et BRADFORD, Wobei er zum großen Teil die cytologischen Ergebnisse von meinen Mitarbeitern (Rosenbusch, Berliner, Chagas, Jollos, Nägler) und mir bestätigte, in anderen Punkten, so z. B. bezüglich der Teilung des Blepharoplasten (Kinetonucleus), keine so vollständigen Beobachtungen erhob. Aus seinen Untersuchungen glaubt er jedoch teilweise ganz andere Schlußfolgerungen ziehen zu müssen wie ich, die ich daher im folgenden einzeln kritisch beleuchten möchte.

a) "Le prétendu blépharoplaste des Trypanoplasmes et des Bodo (syn. Prowazekia Hartmann et Chagas) n'est pas un blépharoplaste, car il ne présente pas de connexions étroites ni de rélations génétiques avec les flagelles."

Demgegenüber ist zu bemerken, daß Hartmann und Chagas (Mem. Inst. Oswaldo Cruz, T. 2 1910) für *Prow. cruzi* (s. unsere Fig. 63, 67, 69) direkte, wie genetische Beziehungen der Blepharoplasten mit den Geißeln, richtiger deren Basalkörner nachgewiesen haben, was von Jollos (Arch. Protistenk. Bd. 21) für *Trypanoplasma helicis*, Nägler (ibid. Bd. 21) für *Prow. parva* und kürzlich von Whitmore (ibid. Bd. 22 1911) für *Pr. asiatica* bestätigt wurde.



b) "Le corps (Blepharoplast) n'a non plus la valeur d'un noyau, étant donné qu'il ne présente pas de structure définitive et qu'il se divise par simple étirement."

Da Hartmann und Chagas, ferner Jollos sowie Whitmore Mitosen des Blepharoplasten gefunden und abgebildet haben, trifft diese Behauptung Alexeieff's, die sich auf seine eigenen negativen Beobachtungen stützt, nicht zu.

c) "Les genres *Bodo* und *Trypanoplasma* sont très voisins l'un de l'autre; sur ce point j'ai déjà insisté ici-même (1909)."

Hierin stimme ich mit Alexeieff völlig überein, wie das bereits in unseren Arbeiten zum Ausdruck gebracht wurde (s. spec. Hartmann u. Jollos, Arch. Protistenk. Bd. 19 H. 1 1909).

d) "Tout au contraire les affinités entre les Trypanoplasmes et les Trypanosomes ne paraissent pas aussi étroites, qu'on l'avait supposé généralement; leur resemblance tiendrait plutôt à une convergence."

Auch hierin besteht kein Gegensatz zwischen uns, da wir selbst auf die Möglichkeit, ja Wahrscheinlichkeit eines gesonderten phylogenetischen Ursprungs von Trypanosomen und Trypanoplasmen hingewiesen haben (Hartmann u. Jollos 1909 p. 101).

e) "L'ordre des Binucleata me paraît très artificiel. C'est un groupement purement théoretique et Hartmann a tort de l'introduire en systématique. f) Si la mitose du "Kinétonucleus" n'est pas démontrée, la conception des Binucleates dans les sens de Hartmann se ramèrerait à la question de l'absence du rhizoplaste réliant le blépharoplaste (grain basal) au noyau. Hartmann a créé l'ordre des Binucleata avant que la mitose du Kinétonucleus ait été mise en évidence; pour extraire certaines formes (Trypanosoma etc.) des Protomonadines, cet auteur ne s'est basé que sur l'indépendance du blépharoplaste non rélie au noyau par l'intermédiaire d'un rhizoplaste. Or, Hartmann et Chagas (1910) ont montré la contingence de ce caractère, en observant que le rhizoplaste était tantôt faisait défaut dans une même espèce."

Diese letzteren Ausführungen enthalten eine vollständige Verkennung der Gründe, die mich zur Aufstellung der Ordnung der Binucleaten bewogen haben. Denn auf die Unabhängigkeit des Blepharoplasten vom Kern wegen des Fehlens eines Rhizoplasten habe ich mich dabei nicht gestützt, auch wenn ich diesen Punkt erwähnt habe. Die Hinfälligkeit dieses Charakters war mir schon bekannt, ehe ich dies in der Arbeit mit Chagas besonders gezeigt habe und ehe ich die Ordnung der Binucleaten aufgestellt habe.

Nicht das Fehlen eines Rhizoplasten ist nach mir der unterscheidende Charakter der Binucleaten gegenüber den Protomonadinen, sondern das Vorhandensein eines besonderen lokomotorischen Kernes, des Blepharoplasten oder Kinetonucleus neben Hauptkern und neben Basalkörnern (= Blepharoplast nach der Nomenklatur von Woodcock und Minchin), während die Protomonadinen nur einen Kern (Hauptkern) und Basalkörner besitzen. ALEXEIEFF scheint bei seinen Ausführungen den Blepharoplast (= Kinetonucleus Woodcock) mit dem Basalkorn (= Blepharoplast nach Woodcock) zu verwechseln, indem er den "Blepharoplast" (Kinetonucleus) der Trypanosomen dem "Basalkorn" (= Blepharoplast nach Woodcock) gleichsetzt. Das ist aber gerade der Unterschied zwischen Protomonadinen und den Trypanosomen und Verwandten, also meinen Binucleaten, daß bei ersteren bloß ein Basalkorn (= Blepharoplast nach Woodcock) vorhanden ist, bei letzteren dagegen ein Basalkorn + Kinetonucleus (= Blepharoplast nach der Nomenklatur von Schaudinn und uns). Es stimmt auch nicht. daß ich die Ordnung der Binucleaten geschaffen habe, ehe die Mitose und Kernnatur des Kinetonucleus nachgewiesen war; denn abgesehen davon, daß dies schon aus den entwicklungsgeschichtlichen Studien von Schaudinn an Haemoproteus noctuae hervorging, waren mir damals auch schon die eingehenden cytologischen Resultate meines Schülers Dr. Rosenbusch bekannt.

Die Ordnung der Binucleaten scheint mir daher keineswegs sehr künstlich und nicht nur "un groupement purement théoretique", sondern im Gegenteil durch die neuen entwicklungsgeschichtlichen und cytologischen Untersuchungen, auch die von Alexeieff selbst sehr wohl begründet.

Ein zweiter Differenzpunkt mit Alexeieff betrifft die Berechtigung des von Chagas und mir vorgeschlagenen neuen Gattungsnamen *Prowazekia* für eine Anzahl früher zur Gattung *Bodo* gerechneter Flagellaten, die Alexeieff in einer Anmerkung anficht. Er ist der Meinung, daß unsere *Prowazekia cruzi* (Hartmann und Chagas 1910) identisch wäre mit *Bodo edax* Klebs, während *Prowazekia parva* Nägler wahrscheinlich *Bodo saltans* Ehrbg. sei. Für bekannte Formen ein neues Genus zu schaffen, sei aber gegen die Regeln der Nomenklatur.

Wenn nun in der Tat das von uns als *Prowazekia cruzi* beschriebene Flagellat mit *Bodo edax* identifiziert werden könnte, dann hätte Alexeieff recht. Die Sache liegt jedoch wesentlich anders. Die Beschreibung, die Klebs (Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 55) von seinem

Bodo edax gegeben hat, stimmt nämlich mit Ausnahme der ungefähr gleichen Größenangabe durchaus nicht für die von uns beobachtete Form. Aber selbst die äußere Übereinstimmung würde noch nicht beweisen, daß beide Formen identisch wären. Denn wir haben ja selbst eine äußerlich der Pr. cruzi sehr ähnliche Bodo-Art im Süßwasser von Manguinhos gefunden (s. unsere Textfig. A), die keinen Kinetonucleus besaß, weshalb wir eben zwei Gattungen für nötig hielten. Auch die ebenfalls äußerlich mit Pr. cruzi ganz übereinstimmende Pr. asiatica, die Whitmore in Bd. XXII Heft 3 dieses Archivs beschrieben hat, ist ja eine andere Art, wie dies der genauere cytologische Vergleich gezeigt hat. Ganz unverständlich ist es mir. wie ALEXEIEFF die von Nägler beschriebene Prowazekia parva für Bodo saltans halten kann, da letzterer durch seinen Bau mit dem zugespitzten Vorderende und durch seine charakteristischen Bewegungen und Nahrungsaufnahme auffallend von ihr verschieden ist. vollkommen sichere Unterscheidung der Arten ist wohl nur durch die von uns angewandte Reinkultur und genaue cytologische Untersuchung möglich.

Wie schon erwähnt gibt es nun Bodo-Arten (in altem Sinne) mit und solche ohne Kinetonucleus, weshalb es notwendig ist, die alte Gattung Bodo in 2 Gattungen zu trennen. Es ist aber unmöglich auf Grund der alten Beschreibungen anzugeben, welche der beiden Typen bei der Aufstellung der Gattung Bodo vorgelegen hat. Die erste cytologisch genau untersuchte Bodo-Art war nun Bodo lacertae Grassi (Prowazek 1903), die erste genau untersuchte Species mit Kinetonucleus unsere Prowazekia (Bodo) cruzi HARTMANN et CHAGAS. Meines Wissens entspricht es somit ganz den Nomenklaturregeln, daß wir für die bodo-artigen Flagellaten ohne Kinetonucleus den Gattungsnamen Bodo, für die mit Kinetonucleus dagegen den Namen Prowazekia vorgeschlagen haben. Höchstens könnte es sich darum handeln, ob nicht für Bodo lacertae und die blepharoplastlosen Bodo-Arten nun der Gattungsname Heteromita Grassi zu gelten hätte, den Grassi einmal für Bodo lacertae angewandt hatte. Das ist auch die Meinung von Alexeieff. Uns war dieser Name von GRASSI bei der Abfassung unserer Arbeit nicht bekannt; da es zudem auch Süßwasserformen der älteren Gattung Bodo ohne Blepharoplasten gibt, wie wir gezeigt, so haben wir eben den Namen Bodo für die blepharoplastlosen Bodo-Arten bestimmt und für die von uns genauer untersuchte Art mit Kinetonucleus den Gattungsnamen Prowazekia gewählt.

Nachdruck verboten. Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Notes on a new Coccidian (Merocystis kathae n. gen. et sp.) occurring in the Renal Organ of the Whelk.

By
Dr. W. J. Dakin
Assistant Lecturer in Zoology in the University of Liverpool.

(With 14 figures in the text.)

During the course of an investigation into the anatomy and histology of the common whelk Buccinum undatum, peculiar small white spherules were observed in the renal organ of specimens collected from a point in the Irish Sea some little distance west of Port Erin, Isle of Man. In every specimen examined these bodies were more or less frequent and they became very easily detached, so that at first sight it appeared as if the granules were some concretions which were being set free into the lumen of the renal organ. They appeared, however, too large and too regular in shape to be such, and sections showed them to be parasitic protozoa. They infect the renal organ to an enormous extent in some cases, but do not appear to injure it at all except in so far as the actual cells invaded by the parasite are concerned. Specimens of Buccinum undatum have been obtained now at close intervals throughout a period of one year, and the same conditions have always prevailed.

#### Methods.

The following methods have been used with success. The whelks, which are difficult animals to narcotise without injury so far as histological structure is concerned, were taken living and Archiv für Protistenkunde. Bd. XXIII.



the shell was gradually broken away with bone forceps until the renal organ was exposed. Small pieces of the renal organ were fixed in Zenker's and Bouin's Fluids respectively. Both these fixatives gave excellent results and Bouin's Fluid was particularly used when it was desired to stain with Methyl-blue Eosin (Mann).

For stains, Heidenhain's Iron Haematoxylin with eosin as cytoplasmic stain, and Ehrlich's Haematoxylin were very useful, particularly for nuclear structure. Mann's Methyl-blue Eosin was also frequently used, and as mentioned above always after Bouin's Fixative. Sections have been depended upon almost entirely for information as to the structure and life history and many thousands of these have been cut. Some of the living parasites have however been examined. It is impossible to see through them, but, by isolating them and compressing under a coverglass it has been possible in some cases to set free the spores and to observe the solitary sporozoite in each.

#### The renal organ of Buccinum.

The renal organ of the Whelk is essentially a tube which opens into the pericardium and connects this cavity with the pallial cavity. It lies on the right side of the animal in close contact with the digestive gland and rectum, and the pericardium with the heart lies in a notch midway along its length. The epithelial layer which forms the outer wall of this tube is not thrown into folds, and is perfectly continuous with that covering the rest of the body. The internal epithelial layer is the true renal epithelium and is thrown into a most complicated series of foldings and processes, projecting into the lumen and reducing its size. This folding however only takes place on the outer side, so that in a transverse section the renal organ would appear to have a very thick outer wall and delicate inner wall. Between the folds of renal epithelium, and underlying the latter is a mass of connective tissue richly traversed by blood lacunae.

The renal cells are thin walled and intensely vacuolated, and the free margin (facing the lumen of the organ) is drawn out so that it appears very ragged. This is due to an actual shedding of cells or parts of cells with waste matter into the cavity. The parasites may number as many as 15—20 in the field of view at once (Leitz  $^2/_3$ " Objective and No. 4 Eyepiece) and various stages may be seen therefore at one glance.



### The parasite.

In describing the parasite a difficulty arose at the outset which will be discussed later. It is however necessary to refer to it here since it concerns the nomenclature to be used. In the typical coccidian life history there are two methods of reproduction — a sexual life cycle resulting in the formation of resistant spores with sporozoites (Sporogony) and an asexual endogenous multiplication which takes place within the host and results in the formation of merozoites (Schizogony). The sporozoite becomes a motionless trophozoite gradually increasing in size until full grown. This then proceeds by schizogony to divide and as a result large numbers of small bodies are formed termed merozoites. The merozoites infect cells in a similar manner to the sporozoites, and also give rise to trophozoites, but the trophozoite may become differentiated into sexual mother cells of gametes instead of dividing to form merozoites.

Now in the case of *Merocystis kathae* the first stages of division resemble so closely the Schizogony of that interesting Coccidian *Caryotropha* described by Siedlecki<sup>1</sup>) that it was only after some detailed examination that one could be convinced it was really sporogony. In the description which follows it will be understood that it is the sporogonic life cycle which is being de scribed.

The earliest stages of the parasite (Fig. 1) which have been made out are of considerable size compared with the sporozoites. They are pear shaped or spherical bodies already as large as a renal cell and it is impossible to say whether one or more renal cells have been infected because even at this early stage the nucleus or nuclei of the host cell or cells has hypertrophied to such an extent that the parasite is completely enveloped by an intensely staining chromatin mass. This covering of hypertrophied nucleus is particularly characteristic of these early stages. The voung trophozoite at this stage possesses a nucleus, which is relatively much larger than in the full grown parasite. The cell is limited by a delicate membrane staining blue with Mann's Methyl-Blue Eosin. and the Cytoplasm is finely granular and stains a dark grevish blue with the same stain. Plastinoid granules have not vet been formed and thus the cytoplasm presents a very different appearance from that of the adult trophozoite. No other signs of differentiation



<sup>· 1)</sup> Siedlecki, M.: Über die Struktur und die Lebensgeschichte von Carytropha mesnili. Bull. Ac. Sc. Cracovie Sc. math. et. nat. Mai 1907.

148 W. J. DAKIN

are to be observed in the cytoplasm. The nucleus is spherical in shape, is bounded by a delicate nuclear membrane and is  $10 \mu$  in size in young stages of  $18 \mu$  diameter.

It already possesses a large nucleolus which stains bright red with methylblue eosin. The nucleoplasm is granular and the sharply marked chromatin of later stages is not obvious as yet.

Round this young trophozoite can be seen the remains of the hypertrophied renal cells — extremely vacuolated and possessing a very characteristic appearance. They disappear completely when the trophozoite has grown larger.

# Growth of the trophozoite.

Trophozoites of all sizes may be observed in any one section scattered in an irregular manner throughout the tissue, and as growth proceeds in the-majority of cases the parasites are preparing slowly to become the macrogametocytes. In the cytoplasm, reserve stores begin to make their appearance quite early, in the form of refringent granules-extremely short rod like bodies. In the full grown trophozoite (Fig. 3) these are so numerous that they mask the stained cytoplasm unless the latter be stained very intensely. The increase in size is very great, the average adult attaining a diameter of  $162 \mu$  and thus being readily visible to the naked eye. In addition to the refringent granules mentioned above, considerable

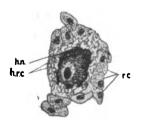






Fig. 2.

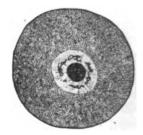


Fig. 3.

numbers of equally small granules, staining an intense black with Heidenhain's iron haematoxylin are to be found in the cytoplasm. The nucleus becomes more differentiated as growth takes place, and a very conspicuous mass of chromatin appears in the form of granules and irregular wisps which are arranged in a more or less regular layer surrounding the nucleolus.

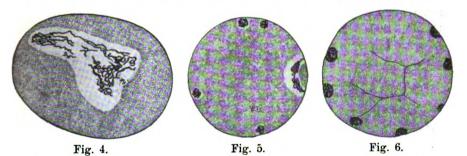
On no occasion has more than one nucleolus been observed. The Nucleolus (Fig. 2) is formed of a central part which often appears more faintly stained and a cortical dense portion, but in the central area may sometimes be observed deeper staining granules. It is probable that these bodies are finally emitted into the nucleoplasm, but this has never been actually seen in the sections examined. They would correspond to the "nucleolites" of Aggregata eberthi (LABBÉ). 1)

The microgametocytes (Fig. 14) are comparatively very few in number and the early stages of nuclear division leading to the formation of microgametes have not even been observed. The microgametes are formed at the periphery of the spherical gametocyte.

# Division of the zygote.

The division of the zygote taking place after fertilisation is remarkably like the schizogony of *Caryotropha*. Actual fertilisation has never been observed, and at first it was doubtful whether or not the stages observed represented sporogony or schizogony. The structure of the macrogametocyte is however extremely suggestive and the various stages following the first division of the nucleus of the zygote can be followed without any difficulty. No trace of merozoite formation is to be seen and division ends with the formation of true spores.

1st Stage. The macrogametocyte becomes the macrogamete. The chromatin in the nucleus becomes much more distinct and forms



a tangled skein, and the nuclear membrane disappears. The nucleolus now somewhat smaller in size seems to be cast out into the cytoplasm and is finally lost altogether. Division after fertilisation commences by a drawing out of the chromatin threads into a kind of spindle (Fig. 4) at either end of which they tend to become aggregated.

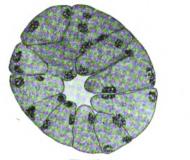
<sup>1)</sup> LÉGER et DUBOSCQ: L'évolution schizogonique de Aggregata eberthi (LABBÉ). Arch. f. Protistenkunde. Band 12. Heft 1.

150 W. J. Dakin

There may be observed a delicate arrangement of radiating fibres proceeding as if from a centriole or granule of some kind.

Division of the spindle takes place transversely and the halves move away towards the periphery. Continued division takes place in the same way, by a process which is therefore not mitotic, but direct, and which results in the formation of a number of peripheral nuclei (Fig. 5).

2nd Stage. The second stage in the division of what must now be termed the zygote is marked by the appearance of highly characteristic septa which divide the whole into a series of compartments in each of which a peripheral nucleus may at first be found (Fig. 6). This feature reminds one of the formation of





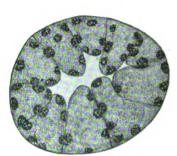
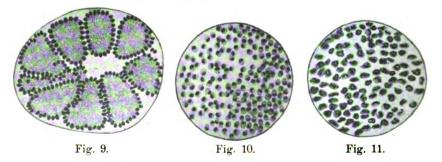


Fig. 8.

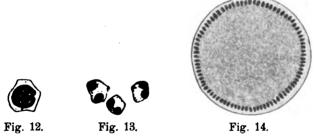
schizontocytes in *Caryotropha*. Inside these segments bounded by the delicate membranous septa the nuclei continue to divide, remaining however more or less close to the periphery. All stages of this division may be found leading up to the one depicted in Figs. 7 and 8



where all trace of the membrane of the segments seems to have disappeared, but where each of the latter remains enclosed by a layer of small close lying nuclei (Fig. 9).

3rd Stage. The next stage which has been observed consists of a spherical cyst enclosing a number of small bodies each with a nucleus (Fig. 10). It is natural to assume that the nuclei of Stage 2 have each separated with a certain amount of cytoplasm. This is however the only point where some considerable change takes place without many stages illustrating the development having been found. In a few cases clumps of two or three nuclei can be seen still unseparated from the protoplasm.

It would appear that when the nuclei do begin to separate with a portion of the cytoplasm this separation is very quickly completed. These bodies or sporoblasts are  $9 \mu$  in diameter. In some few cases bodies have been seen resembling the sporoblasts, but showing a nucleus in a peculiar condition (Fig. 13). It is impossible to say whether this is a preparation for another division that would come before the actual definite sporoblast or whether it is to be placed after fig. and represents the elongating of the nucleus and formation of the sporozoite. The examination of additional sections seems to throw no further light on the matter for though the parasites are so common, the same stages are continually to be seen.



4th Stage. The last stage in the sporogonic life cycle results in the formation of true spores (Fig. 11). The sporoblast secretes a sporocyst, which appears as a delicate refringent nonstaining case. It is somewhat angular and disc shaped so that in sections one sometimes sees the face view, sometimes the edge, or a transverse section, if the sections have been thin. Inside this spore (Fig. 12) a single long sporozoite is formed. In sections the nucleus occurs as a long deeply staining mass, which is arranged in the form of a horse shoe or coiled to a greater degree, near the wall of the spore, and in the centre is to be found a certain amount of residual protoplasm. The sporocyst is perfectly smooth and as far as sections and teased preparations go, does not appear to be bivalve.

152 W. J. Dakin

#### Conclusion.

It has already been pointed out that *Merocystis* occurs in large numbers in all whelks obtained from Port Erin. It is possible that the parasite is confined to *Buccinum* from this area. One certainly would have expected a protozoan of such size and interest to have been observed long before now, if it occurred in *Buccinum undatum* as a general rule. This however is not the only parasite whose host appears to be the Port Erin *Buccinum* for a parasitic turbellarian discovered there about fourteen years ago, has not yet been recorded elsewhere, though still just as common in this Irish Sea district.

The position of *Merocystis* as far as at present determinable is as follows: Coccidiidea

Fam. Polysporocystidae

Genus Merocystis; species M. kathae.

The genus is characterised by the division of the zygote by septa into secondary cysts, in each of which numerous spores are found. These all lie in the later stages, loosely in the larger cyst. It belongs therefore to the family Polysporocystidae, Léger. The spores are monozoic, somewhat flattened and slightly angular, and the sporocyst is smooth and not bivalve. It occurs in the renal organ of the whelk (Buccinum undatum).

The Sporogonic life cycle which has been described is the only one to be observed in the whelk. Schizogony may take place in another host or it may be absent altogether. In any case the whelk is such an omnivorous feeder that it would be difficult to trace the life history any further without some additional clues. It is rather striking that in the large number of sections made and examined, each crowded with parasites, one finds the same stages always turning up and the same little gaps are left.

### Explanation of Figures.

- Figs. 3 to 10 and Fig. 14 are drawn to the same scale. All figures have been drawn with the camera.
- Fig. 1. Young trophozoite, r. c. renal cells, h. r. c. hypertrophied renal cells, h. n. the black mass of hypertrophied nuclei round parasite.  $\times$  500.
- Fig. 2. Nucleus of adult trophozoite (stained with Ehrlich's Haematoxylin).  $\times$  350.
  - Fig. 3. Adult macrogametocyte. × 250.
  - Fig. 4. Division of nucleus of zygote after fertilisation. × 250.
  - Fig. 5. Formation of first peripheral nuclei (zygote). × 250.
  - Fig. 6. First appearance of septa in the cytoplasm of the zygote.  $\times$  250.
- Fig. 7. Septa completely formed, the whole is now divided up into segments in each of which several nuclei have been formed.  $\times$  250.
  - Fig. 8. A slightly later stage, otherwise the same as Fig. 7. × 250.
  - Fig. 9. Completion of nuclear division in the secondary cysts. × 250.
- Fig. 10. The nuclei have separated with a small amount of protoplasm to form sporoblasts.  $\times$  250.
  - Fig. 11. Cyst with spores.  $\times$  250.
  - Fig. 12. Spore (stained with iron haematoxylin). × 1000.
  - Fig. 13. Sporoblast-like bodies from cyst (see text). × 850.
  - Fig. 14. Microgametocyte with microgametes.  $\times$  250.

# Bibliographia protozoologica.

# Protozoen-Literatur

1909 III. Teil\*), 1910 II. Teil\*) und 1911 I. Teil.

Zusammengestellt vom Concilium Bibliographicum in Zürich.\*\*)

# Allgemeines.

Babák, Edward (1910): Über die Oberflächenentwicklung bei Organismen und ihre Anpassungsfähigkeit. Biol. Centralbl. Bd. 30 p. 225—239, 257—267.
[Die Anpassung der äußeren und inneren Oberfläche an die Lebensbedingungen und die Bedürfnisse des Körpers.]

Baumann, Franz (1910): Beiträge zur Biologie der Stockhornseen. Rev. suisse Zool. T. 18 p. 647—728, 1 fig.

Böhmig, Ludwig (1909): Das Tierreich. VI. Die wirbellosen Tiere. Bd. 1.
Leipzig, G. J. Göschen, Sammlung Göschen Nr. 439, 12°, 157 pp., 74 figg.
Bock, S. cf. infra von Hofsten, N.

Bujor, Paul (1908): Noua contribuție la studiul faunei lacurilor sărate din România. Mem. Asoc. română Inaintarea Respând. Șt. 2 p. 466-468.

Carpenter, George H. and others (1908): Zoology [of Dublin District]. Hand-book Brit. Ass. Adv. Sc. 1908 p. 108—222, 6 pls., 12 figg.



<sup>\*) 1909</sup> II. Teil und 1910 I. Teil cf. diese Zeitschrift Bd. 22 p. 88-141.

<sup>\*\*)</sup> Diese Bibliographie beruht auf Einsichtnahme der einzelnen Publikationen und es finden somit nur diejenigen Arbeiten Aufnahme, die ans Concilium gelangen. Wir richten deshalb an alle auf dem Gebiete der Protozoenforschung arbeitenden Forscher die Bitte, unser Bestreben, die gesamte Protozoenliteratur, speziell auch die einschlägigen medizinischen Arbeiten, möglichst vollständig zusammenzustellen, durch Zusendung der betreffenden, Arbeiten an die Adresse: Concilium Bibliographicum, Zürich, Hofstr. 49, unterstützen zu wollen. Autoreferate (nur wenige Zeilen in Telegraphenstil) werden gerne aufgenommen. Die Mitwirkung der Verleger ist auch sehr erwünscht. Da das Material auch für die Bibliographia Zoologica und den Zettelkatalog bearbeitet wird, gelangen die Hinweise zur Kenntnis der Zoologen der ganzen Welt

- v. Daday, E. (1910): Ergebnisse der mit Subvention aus der Erbschaft Treitl unternommenen zoologischen Forschungsreise Dr. Franz Werner's nach dem ägyptischen Sudan und Nord-Uganda. XV. Beiträge zur Kenntnis der Mikrofauna des Nils. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien Abt. 1 Bd. 119 p. 537—589, 3 Taf.
- De Marchi, Marco (1910): Introduzione allo studio biologico del Verbano. Rend. 1st. lombardo (2) Vol. 43 p. 698—719.
- Denny, Alfred, and others (1910): Zoology [of Sheffield]. Handbook Brit. Ass. Adv. Sc. 1910 p. 448-502.
- Dobell, C. Clifford (1910): On some Parasitic Protozoa from Ceylon. Spolia Zeylanica Vol. 7 p. 65—87, 1 pl. [9 nn. spp. in: Balantidium 2, Nyctotherus 2, Opalina, Trypanosoma, Spirochaeta 2, Gymnonympha n. g.]
- Donath, Julius (1910): Reflex und Psyche. Samml. klin. Vortr. N. F. Nr. 592 (Inn. Med. Nr. 190) p. 519—538.
- Edmondson, C. H. (1910): A Report on the Fresh-water Protozoa of Tahiti. Science N. S. Vol. 32 p. 349-351.
- Elwes, E. V. (1909): The Sunfish and its Parasites. Journ. Torquay nat. Hist. Soc. Vol. 1 p. 17-20.
- Entz, Géza jun. (1904): A Quarnero Tintinnidái. Állatt. Közlem. Köt. 3 p. 121
  —133, 36 figg. Die Tintinniden des Quarnero p. 191. [Auch Foraminiferen, Radiolarien, Flagellaten.]
- Fauré-Fremiet, E. (1909): Sur les réactions de quelques mitochondries. C. R. Acad. Sc. Paris T. 149 p. 163—166.
- Fauré-Fremiet, E., André Mayer et Georges Schaeffer (1909): Sur les réactions chimiques des mitochondries. C. R. Soc. Biol. Paris T. 67 p. 769

  —771.
- Fermi, Claudio (1910): Sur les moyens de défense de l'estomac, de l'intestin, du pancréas et en général de la cellule et de l'albumine vivante vers les enzymes protéolytiques. Deuxième mémoire. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 56 p. 55—85. [Résistance biochimique de la cellule vivante.]
- Flu, P. C. (1911): Studien über die im Darm der Stubenfliege Musca domestica vorkommenden protozoären Gebilde. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 57 p. 522-535, 2 Taf. [Octosporea muscae domesticae n. sp.]
- Francé, R. H. (1910): Aus der Jugendzeit der Mikrologie. Jahrb. Mikr. Jahrg. 1 p. 1-14.
- (1910): Die Kleinwelt des Süßwassers. Leipzig, Theod. Thomas, 8°, 160 pp., 50 Taf., figg.
- Galli-Valerio, B. (1910): Notes de parasitologie et de technique parasitologique.
  Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 56 p. 43-47, 1 fig. [1. Distribution géographique de quelques parasites. 2. Inoculation d'Achorion schönleini. 3. Biologie des Ixodinés. 4. Pseudoparasitisme de Geophilus longicornis Leach. 5. Biologie des Tabanidés. 6. Note technique.]
- Gerschler, Willy (1910): Notiz über die Fauna eines im Freien stehenden Taufbeckens. Arch. Hydrobiol. Planktonkde. Bd. 6 p. 219—222, 3 figg.
- Greif, W. (1910): Das sexuelle Leben der niederen Tiere. Nat. Wochenschr. Bd. 25 p. 282-284.
- Guiart, J. (1910): Précis de parasitologie. Bibliothèque de Gilbert et Fournier.
  Paris, Baillière et fils, 1910, 628 pp., 549 figg. (Anal. par M. Weinberg, Bull. Inst. Pasteur T. 8 p. 254—255.)

- Hoffmann, R. W. (1910): Gibt es einen Gebrauch von Werkzeugen im Tierreich? (Anthrop. Ver. Göttingen.) Korr.-Bl. deutsch. Ges. Anthrop. Ethnol. Urgesch. Jahrg. 41 p. 60-68, 3 figg.
- von Hofsten, N. u. S. Bock (1910): Zoologische Ergebnisse der schwedischen Expedition nach Spitzbergen 1908 unter Leitung von Prof. G. de Geer. Eine Untersuchung über die Bodenfauna des Eisfjords nebst einer Übersicht über das Plankton und die Hydrographischen Verhältnisse. Svensk. Vet.-Akad. Handl. Bd. 45 Nr. 9, 64 pp., 1 Kart., 28 figg. [3 nn. spp. in: Peridinium.]
- Honigmann, Hans (1909): Beiträge zur Kenntnis des Süßwasserplanktons. Abh. Ber. Mus. Nat.-Heimatkde. nat. Ver. Magdeburg Bd. 2 p. 49-87, 1 Taf.
- Johnston, T. Harvey (1909): Notes on some Australian Parasites. Agric. Gaz. N. S. Wales Vol. 8, Vol. 20 p. 581-584.
- Lauterborn, Robert (1910): Die Vegetation des Oberrheins. Verh. nat.-med. Ver. Heidelberg N. F. Bd. 10 p. 450-502, 2 figg.
- (1909/10): Bericht über die Ergebnisse der 5. biologischen Untersuchung des Rheins auf der Strecke Basel—Mainz (vom 4.—16. Juli 1907). Arb. Gesundh.-Amt Berlin Bd. 30 p. 523—542. der 6. biologischen Untersuchung (vom 15.—30. November 1907). Bd. 32 p. 35—58. der 7. biologischen Untersuchung (vom 21. Januar bis 4. Februar 1908). Bd. 33 p. 453—472.
- Marchi cf. supra De Marchi.
- Marsson, M. (1909/10): Bericht über die Ergebnisse der 5. biologischen Untersuchung des Rheins auf der Strecke Mainz bis Koblenz (vom 9. bis 16. Juli 1907). Arb. Gesundh.-Amt Berlin Bd. 30 p. 543—574. der vom 29. November bis zum 7. Dezember 1907 ausgeführten 6. biologischen Untersuchung. Bd. 32 p. 59-88. der 7. biologischen Untersuchung vom 27. Januar bis zum 5. Februar 1908. Bd. 33 p. 473—499.
- Mayer, André cf. supra Fauré-Fremiet, E.
- Mengarini cf. infra Traube Mengarini, Margherita.
- Minchin, E. A. (1910): Some Considerations on the Phenomena of Parasitism amongst Protozoa. Journ. Quekett micr. Club (2) Vol. 11 p. 1-18. [The modes of parasitism amongst protozoa; the effect they produce upon their hosts. Transmission and propagation in entozoic forms.]
- Mühlens, P. (1910): Praktische Ergebnisse aus dem Gebiete der Tropenkrankheiten. Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 47 p. 439-440.
- Ohm, P. (1909): Das Seelenleben der Tiere. Stuttgart, Verl. "Neue Weltanschauung", 1909, 8°, 117 pp., 23 figg.
- Ostenfeld, C. H. et C. Wesenberg-Lund (1909): Catalogue des espèces de plantes et d'animaux observées dans le plankton recueilli pendant les expéditions périodiques depuis le mois d'août 1805 jusqu'au mois de mai 1908. Cons. perman. intern. Explor. Mer., Publ. de Circ. No. 48 151 pp.
- Pringsheim, Hans (1910): Die Variabilität niederer Organismen. Eine deszendenztheoretische Studie. Berlin, Julius Springer, 8°, 216 pp. (Rev. by H. S. Jennings. Science N. S. Vol. 32 p. 837—838.)
- Prowazek, S. v. (1910): Contribuição para o conhecimento da fauna de protozoarios do Brazil. Beitrag zur Kenntnis der Protozoenfauna Brasiliens. Mem. Inst. Oswaldo Cruz Rio de Janeiro T. 2 p. 149—158, 3 figg.

- Raff, Janet W. (1911): Protozoa Parasitic in the large Intestine of Australian Frogs, Part. I. Proc. R. Soc. Victoria N. S. Vol. 23 p. 586-594, 2 pls. [2 nn. spp. in: Opalina.]
- Самой ловъ, Л. В. [Samojlow, J. W.] (1911): О сульфать барія вътьль животныхъ. Извыстія Акад. Наукъ Спб. Т 5 р. 475—477. Sur le sulfate du baryum dans les organismes. Bull. Acad. Sc. St. Pétersbourg (6) Т. 5 р. 475—477.
- Scala, A. cf. infra Traube Mengarini, Margherita.
- Schaeffer, Georges cf. supra Fauré-Fremiet, E.
- Schurig, Walther (1910): Hydrobiologisches und Plankton-Praktikum. Eine erste Einführung in das Studium der Süßwasserorganismen. Mit einem Vorwort von Richard Woltereck. Leipzig, Quelle & Meyer, 1910, 8°, 160 pp., 6 Taf., 215 figg.
- Schwalbe, Ernst (1910): Die Bedeutung der Kleinlebewelt in Natur und Kultur. Nat. Wochenschr. Bd. 25 p. 529—536.
- Shipley, A. E. (1908): Rats and their Animal Parasites. Journ. econ. Biol. Vol. 3 p. 61-83; Vol. 4 p. 19.
- Stiasny, Gustav (1910): Beobachtungen über die marine Fauna des Triester Golfes im Jahre 1909. Zool. Anz. Bd. 35 p. 583-587.
- Tanaka, Y. (1910): Über die Arten der durch die tierischen Parasiten hervorgerufenen Krankheiten in Japan. München. med. Wochenschr. Jahrg. 57 p. 2586—2587.
- Traube Mengarini, Margherita und A. Scala (1909): Über die chemische Durchlässigkeit lebender Algen- und Protozoenzellen für anorganische Salze und die spezifische Wirkung letzterer. Biochem. Zeitschr. Bd. 17 p. 443 —490, 2 Taf.
- Ward, Henry B. (1910): Recent Progress in Parasitology. Trans. Amer. micr. Soc. Vol. 29 p. 119-158.
- Wesenberg-Lund, C. cf. supra Ostenfeld, C. H.
- Wheeler, William Morton (1910): The Effects of Parasitic and other kinds of Castration in Insects. Journ. exper. Zool. Vol. 8 p. 377—438, 8 figg. [Surgical, physiological and parasitic castration.] Remarks by H. H. Brindley and F. A. Potts. Science N. S. Vol. 32 p. 836.
- Воронковъ, Н. В. [Worokow, N. W.] (1905): Protozoa. Извъстія Общ. Люб. Естеств. Антроп. и Этногр. Московск. Унив., Труцы Зоол. Отд. Дневн. Зоол. Отд. Ме́т. Soc. Amis Sc. nat. Anthrop. Ethnogr. Univ. Moscou. T. 98 Trav. Sect. Zool. T. 13 Journ. T. 3 No. 6 p. 61. [Protozoen des Moskauer Gouvernements.]
- Zschokke, F. (1910): Die Tiefenfauna hochalpiner Wasserbecken. Verh. nat. Ges. Basel Bd. 21 p. 145-152.

# Mikroskopische Technik.

- Anonymus (1910): Some Applications of Microscopy to Modern Science and Practical Knowledge. Nature London Vol. 82 p. 353-356.
- (1910): A large Sliding Microtome. Lancet Vol. 179 p. 1143-1144, 1 fig.
- Anitschkow, N. N. (1910): Über die Methoden zur Aufklebung von Gefrierschnitten auf die Objektträger. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 71—74.
- (1910): Über eine einfachste Methode zur Ansertigung von Celloïdinschnittserien. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 67-70.



- Apathy, St. v. (1910): Die Verschiedenheit der Fixierarbeit und der Färbbarkeit, als Zeichen der Verschiedenheit des physiologischen Zustandes. (Intern. Physiol.-Kongr.) Zentralbl. Physiol. Bd. 24 p. 790. Arch. intern. Physiol. Vol. 10 p. [22].
- Armand-Delille, P., et L. Launoy (1910): Stabilisation des globules rouges par les solutions très diluées de formol. C. R. Soc. Biol. Paris T. 69 p. 40-41.
- Angustin, Béla (1910): Ein neuer mikroskopischer Hilfsapparat. Verh. Ges. deutsch. Nat. Ärzte Vers. 81 Tl. 2 Hälfte 1 p. 117. [Ein schwach vergrößerndes Mikroskop wird einem gewöhnlichen nach Entfernung des Oculars aufgesetzt. Viel stärkere Vergrößerung der Details.]
- Banfield, A. C. (1910): Low-power Photomicrography and Stereo-photomicrography. Journ. Quekett micr. Club (2) Vol. 11 p. 29-33.
- (1910): Note on a Sliding Nose-piece for use in Stereo-photomicrography. Journ. Quekett micr. Club (2) Vol. 11 p. 121—122, 1 fig.
- Banks, Charles S. (1910): The Polyscopic Cell. A New Microscopical Accessory. Philippine Journ. Sc. Vol. 5 D. p. 79—83, 2 pls.
- Barannik off, Johannes (1909): Zur Technik der Versilberung von Spirochaete pallida (Schaudinn-Hoffmann). Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 50 p. 263—267.
- Benoit-Bazile, H. (1910): La pratique simplifiée de la microphotographie en Histoire naturelle. Bull. Soc. zool. France T. 35 p. 77-79.
- Berg (1910): Über Mikrophotographie. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 36 p. 2202-2203, 1 fig.
- Berner, O. (1910): Firma R. Jung's Apparat zum Walzen von Wachsplatten. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 44—47, 2 figg.
- Biffi, Ugo (1908): Un nuovo metodo per l'allestimento delle preparazioni microscopiche a fresco. Gazz. med. lombarda Anno 67 p. 171—173.
- Büchele, E. (1910): Eine einfache Vorrichtung zum Wiederfinden kleiner interessanter Stellen in Präparaten. Kleinwelt Jahrg. 2 p. 44-45, 1 fig.
- Cavazza, Luigi Ermanno (1910): Tannini e colori. Ricerche microchimiche. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 34—40.
- Colin, H. (1909): La microphotographie. Cosmos Paris N. S. T. 60 p. 287—289, 3 figg.
- Collin, Remy (1909): Reconstruction photostéréoscopique des cellules nerveuses. (Réun. biol. Nancy.) C. R. Soc. Biol. Paris T. 67 p. 372-374.
- Dean, Bashford (1910): An Eighteenth Century Microscope. Amer. Natural. Vol. 44 p. 302-304, 1 fig.
- Dietrich, A. (1910): Zur Differenzialdiagnose der Fettsubstanzen. Verh. deutsch. path. Ges. Jahrg. 1910 p. 263—267. Disk. p. 268. Centralbl. allg. Path. path. Anat. Bd. 21 p. 465—467.
- Dietrich cf. infra Posner, C.
- Duckworth (1910): New Sliding Microtome. (Brit. med. Assoc.) Brit. med. Journ. 1910 Vol. 2 p. 792—793, 2 figg.
- Edinger, L. (1910): Das Zeigerdoppelokular. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 336 -338, 1 fig.
- Ewell, Marshall D. (1910): Comparative Micrometric Measurements. Journ. R. micr. Soc. London 1910 p. 537-554, 1 pl.

- Ewell, Marshall D. (1910): Convenient Form of Stand for Use as a Micro-Colorimeter and with the Micro-Spectroscope. Journ. R. micr. Soc. London 1910 p. 14—16, 4 figg.
- Fauré-Fremiet, E. (1910): Acidalbumines et réactifs fixateurs. Bull. Soc. zool. France T. 35 p. 16.
- Fie and t, Halvar v. (1910): Eine neue Methode zur Darstellung des Gliagewebes, nebst Beiträgen zur Kenntnis des Baues und der Anordnung der Neuroglia des Hundehirns. Arch. mikr. Anat. Bd. 76 p. 125—209, 4 Taf.
- Fischel, Alfr. (1908): Untersuchungen über vitale Färbung an Süßwassertieren, insbesondere bei Cladoceren. Leipzig, W. Klinkhardt, 8°, III, 69 pp., 2 Taf., 8 figg.
- Fischer, Oskar (1909): Über abnorme Myelinumscheidung in der Großhirnrinde nebst einigen Bemerkungen zur Technik der Markfaserfärbung. Monatsschrift Psychiatr. Neurol. Bd. 25 p. 404-408, 1 Taf.
- Fischer, Otto (1910): Über Ferienkurse für wissenschaftliche Mikroskopie. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 94—115.
- (1910): Über die Abbe'sche Sinusbedingung. Arch. ges. Physiol. Bd. 136
   p. 162—184. 9 figg.
- Francé, R. H. (1910): Das Mikroskop im Unterricht. Die Wahl der mikroskopischen Objekte im Biologieunterricht. Kleinwelt Jahrg. 2 p. 7—10.
- Fröhlich, Arthur (1910): Über die Anwendung der Pikraminsäure in der Färbetechnik. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 349-352.
- Funck, Ch. (1910): Méthode et appareil facilitant l'aiguisage des rasoirs à microtome. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 75—91, 3 figg.
- Galli-Valerio, B. (1909): Notes de parasitologie et de technique parasitologique. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 51 p. 538-545, 3 figg.
- Gambera, M. (1910): Fortschritte auf dem Gebiete mikroskopischer Hilfsapparate im Jahre 1909. Jahrb. Mikr. Jahrg. 1 p. 68-86, 9 figg.
- Georgi, Walther (1910): Über einen Neigungsmesser zum großen Abbe'schen Zeichenapparat. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 92-94, 3 figg.
- Giacomo, Amatore de (1910): Eine mikrochemische Methode zur Erkennung des Guanins in den Geweben. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 257—259.
- Giemsa, G. (1910): Über die Färbung von Schnitten mittelst Azur-Eosin. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 36 p. 550-551.
- (1910): Zur Färbung von Feuchtpräparaten und Schnitten mit der Azur-Eosinmethode. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 54 p. 489—490, 2 figg.
- Goldmann (1910): Die innere und äußere Sekretion des gesunden und kranken Organismus im Lichte der vitalen Färbung. Verh. deutsch. path. Ges. Jahrg. 1910 p. 138—144. Centralbl. allg. Path. path. Anat. Bd. 21 p. 444—445. [Unterschiede in der Färbung zwischen den einzelnen Organen und Zellkomplexen beruhen allein auf biochemischen Faktoren. Immer Färbung der präformierten Protoplasmagranula. Pyrrholzellen histiogenen Ursprungs!]
- Golgi, Camillo (1908): Di un metodo per la facile e pronta dimostrazione dell' apparato reticolare interno delle cellule nervose. Gazz. med. lombarda Anno 67 p. 419-421.
- Griffin, Lawrence E. (1910): A Method of Using Magnesium Sulphate for the Anæsthetization of Marine Animals. Philippine Journ. Sc. D. Vol. 5 p. 86.



160 H. H. FIELD

- Harris, D. L. cf. sub Pseudo-Protozoen.
- Hecht, Viktor und M. Wilenko (1909): Über die Untersuchung der Spirochaete pallida mit dem Tuschverfahren. Wien. klin. Wochenschr. Jahrg. 22 p. 932.
- Herzog, H. (1910): Über eine neue Methode der Schnellfärbung und der Kontrastfärbung der Trachomkörper im Schnittpräparat. Arch. Ophthalm. Bd. 74 p. 520—525. [Doppelfärbung mit modifizierter Pick-Jacobsohn'scher Lösung.]
- Holle, August (1909): Die Mikrophotographie im Dienste der Naturwissenschaften und der Industrie. Festschr. nat. Ver. Düsseldorf 1909 p. 87-89, 2 Taf.
- Jentzsch, Felix (1910): Ein elektrischer Heizapparat für mikroskopische Beobachtungen. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 259—264, 5 figg.
- Jurisch, August (1910): Erfahrungen und Versuche mit der Suzuki'schen Celloïdinschnittserienmethode. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 63—66.
- Kaufmann, W. (1910): Über die Grenzen optischer Abbildung. Schrift. phys. ökon. Ges. Königsberg Jahrg. 51 p. 31—32.
- Kellermann, Karl F. (1910): Flagella Staining of Pseudomonas radicicola (B.) Moore. (Soc. Amer. Bacter.) Science N. S. Vol. 31 p. 554-555.
- Kent, A. F. Stanley (1909): A Medium for the permanent preservation of Microscopical Specimens stained by the Method of Golgi or its modifications. Journ. Physiol. Vol. 38 Proc. physiol. Soc. p. XLI.
- Köhler, August (1910): Über die Verwendung des Quecksilberlichtes für mikroskopische Arbeiten. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 329-335, 1 fig.
- Kreibich, C. (1910): Leukocytendarstellung im Gewebe durch Adrenalin. Wien. klin. Wochenschr. Jahrg. 23 p. 701-702.
- Latham, Oliver (1910): Demonstration in Freezing Histological Methods. Rep. path. Lab. Lunacy Dept. N. S. Wales Vol. 2 p. 79-86.
- Launoy, L. cf. supra Armand-Delille, P.
- Lennhoff, Carl (1910): Beitrag zur Histotechnik des Centralnervensystems. Neurol. Centralbl. Jahrg. 29 p. 20—22.
- Liesegang, Raphael Ed. (1910): Prinzip des minimalen Vorsprunges. Centralbl. Physiol. Bd. 24 p. 514—515. [Physikalisch-chemisches der Golgifärbung.]
- (1910): Ein Konservierungsverfahren für Gehirnschnitte. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 369-374.
- Lindner, K. (1910): Zur Färbung der Prowazek'schen Einschlüsse. Centralbl Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 55 p. 429—432, 1 Taf., 1 fig.
- Loyez, Marie (1910): Coloration des fibres nerveuses par la méthode à l'hématoxyline au fer après inclusion à la celloïdine. C. R. Soc. Biol. Paris T. 69 p. 511—513.
- McJunkin, Frank A. (1909): The Application of the Romanowsky Method of Staining to Sections. 11th Rep. Michigan Acad. Sc. (Darwin Centenary Public.) p. 110—111.
- Martinotti, Leonardo (1910): Bleu policromo e bleu di toluidina. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 24-29.
- (1910): La colorazione con l'emateina. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 30—33.
  Mayer, P. (1910): Ein neues Mikrotom: das Tetrander. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 52—62, 3 figg.
- Mecklenburg, Werner (1910): Neues vom Ultramikroskop. Nat. Wochenschr. Bd. 25 p. 711—714, 2 figg.
- Merlin, A. A. C. Eliot (1910): On the Measurement of Grayson's Ten-band Plate. Journ. R. micr. Soc. London 1910 p. 5-8.

- Merlin, A. A. C. Eliot (1910): On the Measurement of the First Nine Groups of Grayson's Finest Twelve-band Plate. Journ. R. micr. Soc. London 1910 p. 144-146.
- Meunier, L. et C. Vaney (1910): Nouveau procédé de fixation du plankton. C. R. Soc. Biol. Paris T. 68 p. 727—729.
- Michailow, Sergius (1910): Die Anwendung des Methylenblaus in der Neurologie. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 1—21.
- Minchin, E. A. (1909): The Structure of Trypanosoma lewisi in Relation to Microscopical Technique. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. 53 p. 755-808, 3 pls.
- Morosoff, M. (1910): Neue Pinzette für Objektträger und Deckgläser. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 56 p. 191-192, 3 figg.
- Müller, Reiner (1910): Einfacher Objekthalter für Mikrophotographie. Vergrößerungstabelle. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 265—271, 11 figg.
- Naegeli, Otto cf. infra Schridde, Herm.
- Nageotte, J. (1910): A propos de la communication de Mlle Loyez sur la colorabilité de la myéline dans les pièces au formol et incluses à la celloidine. C. R. Soc. Biol. Paris T. 69 p. 517—519.
- Nelson, Edward M. (1910): A Micrometric Difficulty. Journ. R. micr. Soc. London 1910 p. 696-697, 1 fig.
- (1910): Grayson's Photomicrographs of his Rulings. Journ. R. micr. Soc. London 1910 p. 701-703, 1 pl.
- (1910): On the Visibility of the Tertiaries of Coscinodiscus asteromphalus in a Balsam Mount. Journ. R. micr. Soc. London 1910 p. 147—148.
- (1910): On the Resolution of New Detail in a Coscinodiscus asteromphalus.
   Journ. R. micr. Soc. London 1910 p. 698-700, 1 fig.
- (1910): Critical Microscopy. Journ. R. micr. Soc. London 1910 p. 282—289, 1 fig. [Critical Image.]
- (1910): What did our Forefathers see in a Microscope. Journ. R. micr. Soc. London 1910 p. 427—439, 1 fig.
- Neumayer, L. (1910): Die Verwendung von Celluloid in der mikroskopischen Technik. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 234—238. [Celluloidplatten zum Aufkleben von Serienschnitten.]
- Pensa, Antonio (1910): Contributo alla tecnica delle ricostruzioni grafiche. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 48—50.
- Petri (1910): Die Mikrotomtechnik. Jahrb. Mikr. Jahrg. 1 p. 29-48, 7 figg.
- Pötter, Eduard (1910): Beitrag zur Färbetechnik der Markscheiden an großen Gehirnschnitten. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 238-242, 1 fig.
- Policard, A. (1910): Sur la coloration vitale des trypanosomes. C. R. Soc. Biol. Paris T. 68 p. 505-507. [Formations colorables pendant la vie par le rouge neutre.]
- Posner, C. u. Dietrich (1908): Diskussion zu: Die Verwendbarkeit der Dunkelfeldbeleuchtung für die klinische Mikroskopie bzw. Blutuntersuchungen. Berl. klin. Wochenschr. Jahrg. 45 p. 1469—1470, 1471—1473, 2 figg.
- Prowazek, S. v. (1909): Taschenbuch der mikroskopischen Technik der Protistenuntersuchung. Leipzig, Joh. Ambros. Barth, 1909, 8°, 86 pp.
- Pruckner, H. (1910): Ein einfacher Mikroprojektionsapparat. Kleinwelt Jahrg. 2 p. 27-28.
  - Archiv für Protistenkunde. Bd. XXIII.

- Quidor, A. (1910): Un appareil pour la microphotographie stéréoscopique et son utilisation en systématique. Arch. Zool. expér. (5) T. 5, Notes et Rev. p. LXVII—LXXXI, 5 figg.
- Radlberger, L. (1910): Studien über Verbindungen von Farbsäuren mit verschiedenen organischen Basen. Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 68 p. 391—394.
- Reicher, K. (1910): Mikrokinematographische Aufnahmen der Dunkelfeldbeleuchtung und Makrokinematographie. Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 47 p. 484—486.
- Rouslacroix (1910): Microphotographies sur plaques autochromes. (Réun. biol. Marseille.) C. R. Soc. Biol. Paris T. 69 p. 659.
- Schlegel, C. et (Mme) Schlegel (1910): Sur un procédé d'anesthésie et de fixation des animaux contractiles. Bull. Soc. zool. France T. 35 p. 116—118. [Par l'essence de girofle.]
- Schlemmer, Anton jun. (1910): Über die Herstellung der ammoniakalischen Silbersalzlösung bei der Imprägnationsmethode von Bielschowsky. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 22—23.
- Schmidt, F. W. (1910): Die Aufhebung der Formalinhärtung anatomischer und histologischer Präparate und eine darauf basierende neue Methode der differenzierenden Silberfärbung. Anat. Anz. Bd. 36 p. 652—654. [Enthärtungsflüssigkeiten, Silbernitratlösung, Citronensäure, ½ proz. Salpetersäure. Differenzierung in der Silberfärbung.] Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 214—218.
- Schridde, Herm. (1910): Methoden zur Fixierung und Einbettung von embryologischem Material. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 360-365.
- Schridde, Herm. u. Otto Naegeli (1910): Die hämatologische Technik. Jena. G. Fischer, 1910, 8°, VI, 135 pp., 1 Taf., 20 figg.
- Siedentopf, H. (1910): Über einen neuen Fortschritt in der Ultramikroskopie. (Intern. Physiol.-Kongr.) Centralbl. Physiol. Bd. 24 p. 782-783. — Arch. intern. Physiol. Vol. 10 p. [22]
- H. (1910): Über ultramikroskopische Abbildung. Verh. Ges. deutsch. Nat. Ärzte Vers. 81 Tl. 2 Hälfte 1 p. 27-29.
- Sobotta, J. (1910): Über eine einfache Methode farbiger Reproduktion mikroskopischer Präparate. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 209-213.
- Spielmeyer, Walther (1910): Markscheidenfärbung am Gefrierschnitt. Neurol. Centralbl. Jahrg. 29 p. 348-350.
- Stempell, W. (1909): Über Nosema bombycis Nägeli nebst Bemerkungen über Mikrophotographie mit gewöhnlichem und ultraviolettem Licht. Arch. Protistenk. Bd. 16 p. 281-358, 7 Taf., 1 fig.
- Strasser, H. (1910): Über die Nachbehandlung der Schnittserien auf Papierunterlagen. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 339-344, 2 figg.
- Suida, W. (1910): Studien über die Ursachen der Färbung animalischer Fasern.
  II. Mitteilung. Das Farbstofffällungsvermögen der vom Guanidin sich ableitenden Substanzen. Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 68 p. 381—390.
- Toldt, K. jun. (1910): Respirationsschirm für das Präpariermikroskop. Verh. zool. bot. Ges. Wien Bd. 60 p. (196)—(198).
- Troester, C. (1910): Ultramikroskopie. Arch. wiss. prakt. Tierheilkde. Bd. 36 Suppl.-Bd. p. 657—663, 2 figg.
- Ugdulena, Gregorio (1909): Über die Färbbarkeit der Achsenzylinder peripherer Nerven bei primärer und sekundärer Degeneration nach der Ernst'schen

- Methode der Nervenfärbung. Beitr. path. Anat. allg. Path. Bd. 45 p. 245 —252, 1 Taf.
- Vaney, C. cf. supra Meunier, L.
- Verocay, J. (1909): Über ein neues Verfahren zur Färbung des Bindegewebes. Verh. Ges. deutsch. Nat. Ärzte Vers. 80 Tl. 2 Hälfte 2 p. 52-55.
- Waterston, David (1910): The Effects of Formalin Hardening and the Persistence of Irritability in the Muscular Coats of the Intestine. Journ. Anat. Physiol. London Vol. 16—19. [Produces contraction in length and width, owing to persistence of irritability of muscular coat.]
- Wilson, J. T. (1910): Improved methods of utilising organised structures as directing marks for plastic reconstruction and other notes on microscopical technique. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 227—234, 2 figg.
- Wunderer, Hans (1910): Bemerkungen betreffs die Verwendbarkeit von Gaslicht-Papieren für Lichtpausprozesse. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 50-51.
- Yamamoto, J. (1909): Eine Verbesserung der Färbungsmethode der Spirochaeta pallida in Geweben. Centralbl. allg. Path. path. Anat. Bd. 20 p. 153—155.
- Zaretzky, S. (1910): Versuche über vitale Färbung des Embryo. Arch. path. Anat. Physiol. Bd. 201 p. 25-45. [Versuche mit Methylenblau und Neutralrot.]

#### I. Cl.: Sarcodina.

#### I. Subcl.: Rhizopoda.

(Hierbei Literatur über Amöben-Dysenterie.)

- Alexeieff, A. (1911): Sur la division nucléaire et l'enkystement chez quelques Amibes du groupe limax. I. Amoeba punctata Dangeard. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 455-457.
- (1911): Sur la division nucléaire et l'enkystement chez quelques Amibes du groupe limax. II. Amoeba limax Duj. (emend. Vahlkampf). C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 534—535.
- (1911): Sur la division nucléaire et l'enkystement chez quelques Amibes du groupe limax. III. Amoeba densa n. sp., A. circumgranosa n. sp. Conclusions générales. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 588-591, 40 figg.
- Allan, William (1909): Amoebae in the Stools of Pellagrins. New York med. Journ. Vol. 40 p. 1212—1213. [Entamoeba coli and histolytica.]
- Anderson, Robert cf. infra Arnold, Ralph.
- Anelli, Mario (1909): L'eocene nelle vallata del Parma. Boll. Soc. geol. ital. Vol. 27 p. 124-157, 2 tav.
- Aradi, V., jun. (1906): Asupra microfaunel terțiarului regiuni Câmpina-Buștenari. An. Acad. române Bucuresci (2) T. 28 p. 395-403. [Foraminifera.]
- Arnold, Ralph (1909): Paleontology of the Coalinga District. Fresna and Kings Counties, California. Bull. U. S. geol. Surv. No. 396, 174 pp., 30 pls. [Includes Foraminifera.]
- Arnold, Ralph and Robert Anderson (1910): Geology and Oil Resources of the Coalinga District, California. Bull. U. S. geol. Surv. No. 398, 354 pp., 52 pls., 2 maps. [Includes a few Foraminifera.]

Digitized by Google

- Аверинцевъ, С. [A werinzew, S.] (1904): Протистологическій замѣтки. Труды Спб. Общ. Естеств. Отд. Зоол. и Физіол. Trav. Soc. Nat. St. Pétersbourg Sect. Zool. et Physiol. T. 32 Livr. 4 p. 21-41. [Protistologische Notizen.]
- Аверинцевъ, С. В. [Awerinzew, S.] (1909): Замѣтка о корпеножкахъ Аральскаго моря и р. Сыръ-дарьи изъ сборовъ Л. С. Берга. (Notice sur les Rhizopodes de la mer d'Arale et du fleuve Syr-Daria, collectionnés par Mr. L. S. Berg.) Ежегоди. 300л. Муз. Акад. Наукъ Спб. Ann. Mus. zool. Acad. Sc. St.-Pétersbourg T. 14 р. I—III.
- Babák, Edward cf. sub Allgemeines.
- Bartonec, F. (1910): Über einen neuen Fundpunkt des marinen Miocäns im Sudetengebiete. Verh. geol. Reichsanst. Wien 1910 p. 213—215. [Foraminiferen.]
- Baumann, Franz cf. sub Allgemeines.
- Beede, J. W. and Austin F. Rogers (1908): Coal Measures Faunal Studies: Faunal Divisions of the Kansas Coal Measures. Univ. geol. Surv. Kansas Vol. 9 p. 318-380, 1 pl., 1 fig. [Foraminifera.]
- Böse, E. (1910): Monografia geológica y paleontológica del Cerco de Muleros cerca de Ciudad Juárez, estado de Chihuahua y descripcion de la fauna cretácea de la Encantada, placer de Guadalupe, estado de Chihuahua. Bol. Inst. geol. Mexico No. 25, 193 pp., Atlas 48 lám. [Foraminifera.]
- Bourquin-Lindt, E. (1910): Gisements fossilières de la Mollasse Marine et du Crétacé du Vallon de La Chaux-de-Fonds. Bull. Soc. Sc. nat. Neuchâtel
   T. 36 p. 66-81, 1 fig. [Liste des Foraminifères.]
- Bujor, Paul cf. sub Allgemeines.
- Carpenter, George H. and other cf. sub Allgemeines.
- Cassetti, M. (1910): Struttura geologica della regione montuosa orientale del Gran Sasso d'Italia. Boll. Com. geol. Italia (5) Vol. 41 p. 265-283, 2 figg.
- Chagas, Carlos cf. infra Hartmann, Max.
- Chapman, Frederick (1909): On some Microzoa from the Wianamatta Shales, New South Wales. Rec. geol. Surv. N. S. Wales Vol. 8 p. 334—339, 1 pl. [3 nn. spp. in: Nubecularia, Discorbina, Pulvinulina.]
- (1909): Report on the Foraminifera from the Subatlantic Islands of New Zealand.
   Subantarct. Isl. N. Zealand Vol. 1 p. 312-371, 5 pls. [4 nn. spp. in: Miliolina, Planispirina, Lagena (2 nn. varr.), Spirillina.]
- (1910): A Study of the Batesford Limestone. Proc. R. Soc. Victoria N. S. Vol. 22 p. 263-314, 4 pls. [4 nn. spp. in: Verneuilina, Pulvinulina, Gypsina, Polystrema.]
- Checchia-Rispoli, Giuseppe (1906): Sulla diffusione geologica delle Lepidycicline. Boll. Soc. geol. ital. Vol. 25 p. 217-220.
- Craig, Charles F. (1908): Studies upon the Amebae in the Intestine of Man. Journ. infect. Diseases Vol. 5 p. 324-377, 2 pls. [E. histolytica pathogenic, E. coli harmless.]
- Cushman, Joseph Augustine (1910): New Arenaceous Foraminifera from the Philippines. Proc. U. S. nation. Mus. Vol. 28 p. 437—442, 19 figg. [10 nn. spp. in: Sagenina, Reophax 2, Hormosina 2, Sphaerammina n. g., Haplophragmoides, Ammobaculites 2, Ammosphaeroidina.]
- Daday, E. v. cf. sub Allgemeines.
- De Marchi, Marco cf. sub Allgemeines.

- Deprat, J. (1911): Sur la classification des calcaires à Fusulines en Chine et en Indo-Chine. C. R. Acad. Sc. Paris T. 152 p. 736—738.
- Di-Stefano, Giov. (1909): Poche altre parole sull'eocene della terra d'Otranto. Boll. Soc. geol. ital. Vol. 27 p. 17—20, 2 figg.
- Douvillé, Henri (1910): La Craie et le Tertiaire des environs de Royan. Bull. Soc. géol. France (4) T. 10 p. 51-61, 4 figg. [Pseudorbitolina n. g., marthae n. sp.]
- Douvillé, Robert (1910): Lépidocyclines et Cycloclypeus malgaches. Ann. Soc. zool. malacol. Belgique T. 44 p. 125—139, 2 pls., 15 figg. [L. mariae n. sp.]
- Earland, Arthur cf. infra Heron-Allen, Edward.
- Edmondson, C. F. cf. sub Allgemeines.
- Egger, Joseph Georg (1910): Ostrakoden und Foraminiferen des Eybrunner Kreidemergels in der Umgegend von Regensburg. Ber. nat. Ver. Regensburg Heft 12 p. 86-133, 6 Taf.
- Entz, Géza jun. cf. sub Allgemeines.
- Erdmann, Rh. (1910): Depression und fakultative Apogamie bei Amoeba diploidea. Festschr. Hertwig Bd. 1 p. 323-348, 2 Taf., 5 figg.
- Fauré-Fremiet, E. (1910): Revision des Foraminifères. Bull. Soc. zool. France T. 35 p. 199—206, 7 figg.
- (1910): Variations d'une espèce du genre Haplophragmium. C. R. Soc. Biol. Paris T. 69 p. 535-536.
- (1911): Le rôle des mitochondries dans l'élimination du fer chez les Rhizopodes arénacés. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 119—120.
- (1911): Revision de la famille des Textularidae. Bull. Inst. océanogr. Monaco No. 192, 4 pp.
- Fermi. Claudio cf. sub Allgemeines.
- Fornasini, Carlo (1905): Sulle Spiroloculine italiane fossili e recenti. Boll. Soc. geol. ital. Vol. 24 p. 387—399.
- (1909): Revisione delle lagene reticolate fossili in Italia. Rend. Accad. Sc. Bologna N. S. Vol. 13 p. 63—69, 1 tav.
- Francé, R. H. (1910): Die Mikrofauna des tertiären Meeressandes von Nieder-Bayern. Kleinwelt Jahrg. 2 p. 60-62. 26 figg. [Foraminiferen.]
- Franzenau, August (1910): Über ein neues Vorkommen mittelmiocäner Schichten bei Rakospalota, nächst Budapest. Centralbl. Min. Geol. Pal. 1910 p. 45—49. [Foraminiferen.]
- Friedberg, Wilhelm v. (1910): Miocan in Szaczerzec bei Lemberg. Jahrb. geol. Reichsanst. Wien Bd. 60 p. 163-178, 8 figg. [Foraminiferen.]
- Frosch (1909): Beitrag zur Biologie saprophytischer Amöben. Zeitschr. Krebsforschung Bd. 8 p. 183—194, 1 Taf., 2 figg.
- Gagel, C. (1909): Über eocäne und paleocäne Ablagerungen in Holstein. Jahrb. preuß. geol. Landesanst. Bergakad. Bd. 27 p. 48—62. [Foraminiferen.]
- Gerschler, Willy cf. sub Allgemeines.
- Guiart, J. cf. sub Allgemeines.
- Hartmann, Max (1909): Untersuchungen über parasitische Amöben. I. Entamoeba histolytica Schaudinn. Arch. Protistenk. Bd. 18 p. 207—220, 1 Taf.
- (1910): Nova ameba intestinal, Entamoeba testudinis n. sp. Über eine neue Darmamübe, Entamoeba testudinis n. sp. Mem. Inst. Oswaldo Cruz Rio de Janeiro T. 2 p. 3—10, 1 Est.

- Hartmann, Max, e Carlos Chagas (1910): Sobre a divizão nuclear da Amoeba hyalina Dang. Über die Kernteilung von Amoeba hyalina Dang. Mem. Inst. Oswaldo Cruz Rio de Janeiro T. 2 p. 159-167, 1 Est.
- Heim, Arnold (1910): Observations sur le Nummulitique des Alpes suisses. Bull. Soc. géol. France (4) T. 10 p. 298-306.
- Heinis, Fritz (1910): Systematik und Biologie der moosbewohnenden Rhizopoden. Rotatorien und Tardigraden der Umgebung von Basel mit Berücksichtigung der übrigen Schweiz. Arch. Hydrobiol. Planktonkunde Bd. 5 p. 89—168, 217—256, 6 figg.
- Heron-Allen, Edward and Arthur Earland (1910): On the Recent and Fossil Foraminifera of the Shoresands of Selsey Bill, Sussex. VI. A Contribution towards the Aetiology of Massilina secans (d'Orbigny sp.). Journ. R. micr. Soc. London 1910 p. 693-695.

Hoffmann, R. W. cf. sub Allgemeines.

Hofsten, N. von u. S. Bock cf. sub Allgemeines.

Honigmann, Hans cf. sub Allgemeines.

Ishikawa, H. (1910): Über Differenzierungserscheinung im Amöbenprotoplasma unter dem Einfluß von Narkose und Erstickung. (Intern. Physiol.-Kongr.) Centralbl. Physiol. Bd. 24 p. 806. [Scharfe Scheidung von Exound Endoplasma.] Arch. intern. Physiol. Vol. 10 p. [26]—[27].

Johnston, J. Harvey cf. sub Allgemeines.

Joksimowitsch, Ziwko J. (1910): Die zweite Mediterranstufe von Porto Santo und Selvageo. Zeitschr. deutsch. geol. Ges. Bd. 62 p. 43—96, 3 Taf., 7 figg. [Mitunter Foraminiferen.]

Khainsky, A. (1910): Untersuchungen über Arcellen. (Vorläufige Mitteilung.) Arch. Protistenk. Bd. 21 p. 165—185, 2 Taf.

Kiær, Hans (1904): Thalamophora of the Bottom Deposits and the Mud from the Ice Surface. Norweg. north polar Exped. scient. Res. Vol. 5 No. 14 p. 58 -62.

Koenen, A. von (1909): Das Tertiärgebirge des nordwestlichen Deutschland. 58./59. Jahresber. nat. Ges. Hannover. — 2. Jahresber. niedersächs. geol. Ver. p. 80—96. [Fossilien aus Volpriehausen, mitunter Foraminiferen.]

Lauterborn, R. cf. sub Allgemeines.

Le Dantec, A. (1909): Procédés pour obtenir des amibes et des anguillules pour les travaux practiques de parasitologie. (Réun. biol. Bordeaux.) C. R. Soc. Biol. Paris T. 66 p. 237—238.

Lee, G. V. cf. infra Murray, John.

Löscher, Wilhelm (1910): Die westfälischen Galeritenschichten mit besonderer Berücksichtigung ihrer Seeigelfauna. Neu. Jahrb. Min. Geol. Pal. Beil.-Bd. 30 p. 269-312, 10 figg. [Auch Foraminiferen.]

Mansuy, H. (1910): La succession stratigraphique aux environs de Luang-Prabang (Haut-Laos). C. R. Acad. Sc. Paris T. 151 p. 839-840. [Foraminifères.]

Marchi cf. supra De Marchi.

Marsson, M. cf. sub Allgemeines.

Martin, K. (1909): Die Einteilung der Versteinerungen führenden Sedimente von Java. Samml. geol. Reichs-Mus. Leiden Bd. 6 p. 135—245. [Fossillisten, mitunter Foraminiferen.]

Mast, S. O. (1910): Reactions in Amoeba to light. Journ. expér. Zool. Vol. 9 p. 265-277, 2 figg.

- Metcalf, Maynard M. (1910): Studies upon Amoeba. Journ. exper. Zool. Vol. 9 p. 301-331, 45 figg. [A. (Entamoeba) currens n. sp.]
- Minchin, E. A. cf. sub Allgemeines.
- Mrazec, L. (1906): Despre prezența bartonianului în județul Prahova. An. Acad. române Bucuresci (2) T. 28 p. 385—393. [Foraminifera.]
- Mühlens, P. cf. sub Allgemeines.
- Murray, John and G. V. Lee (1909): Reports on the Scientific Results of the Expedition to the Tropical Pacific, in charge of Alexander Agassiz, on the U. S. Fish Commission Steamer "Albatross", from August 1899, to March 1900, Commander Jefferon F. Moser, U. S. N., Commanding. XII. Reports on the Scientific Results of the Expedition to the Eastern Tropical Pacific, in Charge of Alexander Agassiz, by the U. S. Fish Commission Steamer "Albatross", from October 1904, to March 1905, lieut. Commander L. M. Garrett, U. S. N., Commanding. XVII. The Depth and Marine Deposits of the Pacific. Mem. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 38 No. 1 169 pp., 5 pls., 3 maps. [Foraminifera.]
- Nägler, Kurt (1910): Fakultativ parasitische Micrococcen in Amöben. Arch. Protistenk. Bd. 19 p. 246—254, 1 Taf.
- Napoli, Ferdinando (1906): Contribuzione allo studio dei foraminiferi fossili dello strato di sabbie grigie alla Farnesina presso Roma. Boll. Soc. geol ital. Vol. 25 p. 321-376, 5 tav., 8 figg.
- Neviani, Antonio (1905): Capsulina loculicida Seg. (Pedicellaria fossile, preteso foraminifero.) Boll. Soc. geol. ital. Vol. 24 p. 165—168, 9 figg.
- Ostenfeld, C. H. et C. Wesenberg-Lund cf. sub Allgemeines.
- Penard, E. (1910): Rhizopodes nouveaux. Rev. suisse Zool. T. 18 p. 929—940, 1 pl. [5 nn. spp. in: Pseudodifflugia, Heleopera, Difflugia, Nebela, Plagiopyxis n. g.]
- Петковић, Владимир К. [Petkovitsch, Vlad. K.] (1908): Тупижница и њено подножје. Геолошка студија. Спомен. Српске Акад. Mém. Acad. serbe T. 46 p. 57—165, 5 tab., 28 figg. [4 nn. spp. in: Natica 2, Anisoceras (1 n. var.) Schloenbachia.]
- Prever, P. L. (1905): Ricerche sulla fauna di alcuni calcari nummulitici dell'Italia centrale e meridionale. Boll. Soc. geol. ital. Vol. 24 p. 667-693.
- Prowazek, S. von cf. sub Allgemeines.
- Quaas, A. (1909): Über eine obermiocäne Fauna aus der Tiefbohrung Lorenzdorf bei Kujau (Oberschlesien) und über die Frage des geologischen Alters der "subsudetischen" Braunkohlenformation in Oberschlesien. Jahrb. preuß. geol. Landesanst. Bergakad. Bd. 27 p. 189—195. [Mitunter Foraminiferen.]
- Renz, Carl (1909): Sur les preuves de l'existence du Carbonifère et du Trias dans l'Attique. Bull. Soc. géol. France (4) T. 8 p. 519-523. [Quelques Foraminifères.]
- Rhumbler, Ludwig (1909): Die Foraminiferen (Thalamophoren) der Plankton-Expedition. Zugleich Entwurf eines natürlichen Systems der Foraminiferen auf Grund selektionistischer und mechanisch-physiologischer Faktoren. Ergebn. Plankton-Exped. Bd. 3 L. c. 331 pp., 39 Taf., 1 Karte, 110 figg.
- Richters, F. (1908): Moosbewohner. Wiss. Ergebn. schwed. Südpolar-Exped. Bd. 6 Lief. 2, 16 pp., 1 Taf.
- Rogers, Austin F. cf. supra Beede, J. W.

- Rovereto, G. (1909): Sur la distribution chronologique des Lépidocyclines dans l'Oligocène ligurien. Bull. Soc. géol. France (4) T. 8 p. 454—455.
- (1910): Conclusions d'une étude sur l'Oligocène des Appennins de la Ligurie.
   Bull. Soc. géol. France (4) T. 10 p. 66—72, 1 fig. [Quelques Foraminifères.]
- Sacco, Frederico (1910): L'appennino meridionale. Boll. Soc. geol. Ital. Vol. 29 p. 287-367. [Alcuni Foraminiferi.]
- Samojlow, J. W. cf. sub Allgemeines.
- Scholz, E. (1910): Beiträge zur Kenntnis der deutschen ostafrikanischen Tertiärablagerungen. I. Monatsber. deutsch. geol. Ges. 1910 p. 368-379, 2 Taf. [Einige Foraminiferen.]
- Schroeder, H. u. J. Stoller (1909): Diluviale marine und Süßwasserschichten bei Ütersen-Schulau. Jahrb. preuß. geol. Landesanst. Bergakad. Bd. 27 p. 455—528, 3 Taf. [Mitunter Foraminiferen.]
- Schubert, R. J. (1910): Über Foraminiferen und einen Fischotolithen aus dem fossilen Globigerinenschlamm von Neu-Guinea. Verh. geol. Reichsanst. Wien 1910 p. 318—328, 3 figg. [1 n. sp. in Globigerina.]
- (1910): Über das Vorkommen von Miogypsina und Lepidocyclina in pliocänen Globigerinengesteinen des Bismarckarchipels. Verh. geol. Reichsanst. Wien 1910 p. 395—398, 2 figg.
- Schurig, Walther cf. sub Allgemeines.
- Shipley, A. E. cf. sub Allgemeines.
- Sidebottom, Henry (1910): Two New Species of Cassidulina. Journ. Quekett. micr. Club (2) Vol. 11 p. 105-108, 1 pl.
- (1911): "Two New Species of Cassidulina." Journ. Quekett. micr. Club (2) Vol. 11 p. 220—221.
- Silvestri, A. (1908): Considerazioni palaeontologiche e morfologiche sui generi Operculina, Heterostegina, Cycloclypeus. Boll. Soc. geol. ital. Vol. 26 p. 29-62, 1 tav.
- (1909): Nummuliti oligoceniche della Madonna della Catena presso Termini-Imerese (Palermo). Boll. Soc. geol. ital. Vol. 27 p. 593-654, 1 tav., 1 fig.
- Smith, Theobald (1910): Amœba meleagridis. Science N. S. Vol. 32 p. 509-512. [Interpretation as as schizont stage of Coccidium cuniculi unproven. Criticism of L. J. Cole and P. B. Hadley.] Reply by L. J. Cole and P. B. Hadley, p. 918-919.
- Stefano cf. Di-Stefano.
- Stephens, J. W. W. (1909): Cultures of Amæbae. Rep. 78 th Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. p. 741.
- Stolc, Antonin (1911): O encystaci Pelomyxy. Vèstn. české Spol. Náuk Třida math.-přírod 1910 No. 16. 7 pp., 1 Taf.
- (1911): Über die intracellulare Agglutination und verwandte Erscheinungen bei Pelomyxa und anderen amübenartigen Organismen. II. Mitteilung. Sitz.-Ber. bühm. Ges. Wiss. math.-nat. Cl. 1910 No. 9, 8 pp. [Bildung spezifischer Stoffe (Agglutinine, Lysine), durch welche P. auf die in Symbiose mit ihr lebenden Bakterien einwirken kann.]
- Tanaka, Y. cf. sub Allgemeines.
- Thompson, Beeby (1902,06): The Junction Beds of the Upper Lias and Oolite Inferior in Northamptonshire. Part II. Stratigraphical and Palaeontological. Journ. Northamptonsh. nat. Hist. Soc. Field Club Vol. 11 p. 197—216

- 235—244, 1 pl. Vol. 12 p. 54-69; Vol. 13 p. 55-66, 93-105. [Includes Foraminifera.]
- Toniolo, Antonio Renato (1909): L'eocene dei dintorni di Rozzo in Istria e la sua fauna. Palaeontogr. ital. Vol. 15 p. 237—295, 3 tav., 1 fig. [Foraminifera.]
- Tuppy, Johann (1910): Über einige Reste der Iserschichten im Osten des Schönhengstzuges. Zeitschr. mähr. Landesmus. Bd. 10 p. 52-86, 1 fig. [Einige Foraminiferen.]
- Ward, Henry B. cf. sub Allgemeines.
- Wasielewski, Theodor von (1911): Über Amöbennachweis. München med. Wochenschr. Jahrg. 58 p. 121—123, 1 fig.
- Wiesner, Hans (1911): Notizen über die Fauna der Adria bei Rovigno. VI. Foraminifera von dem Sandgrunde der Bucht S. Pelagio bei Rivigno in 3 m Tiefe. Zool. Anz. Bd. 37 p. 478—480, 1 fig. [1 n. var. in Spiroloculina.]
- Williams, Anna W. (1911): Pure Cultures of Parasitic Amebas on Brainstreaked Agar. Proc. Soc. exper. Biol. Med. N. Y. Vol. 18 p. 56—58.
- Winter, F. W. (1910): Neuere Untersuchungen über Biologie und Fortpflanzung der Foraminiferen, ein Bild aus der Kleinlebewelt. 41. Ber. Senckenberg. nat. Ges. Frankfurt a. M. p. 222—224.
- Woronkow, N. W. cf. sub Allgemeines.
- Wright, Joseph (1909): Foraminifera. Rep. Proc. Belfast nat. Hist. philos. Soc. 1907,08 p. 14-16. [Distribution in vicinity of Belfast.]
- Yabe, H. (1910): Das Strukturproblem der Fusulinenschale. Beitr. Pal. Geol. Österr.-Ungarn Bd. 23 p. 273-281, 10 figg.
- (1911): Über das Vorkommen von Orthophragmina auf den Bonin-Inseln. Centralbl. Min. Geol. Pal. 1911 p. 298—300.
- Zschokke, F. cf. sub Allgemeines.

\_

į

1

ì.

ţ

٤

'n

ŀ

Û

3

1

N.

#### II. Subcl.: Heliozoa.

Carpenter, George H. and others cf. sub Allgemeines.

De Marchi, Marco cf. sub Allgemeines.

Lauterborn, Robert cf. sub Allgemeines.

Prowazek, S. von cf. sub Allgemeines.

Schurig, Walther cf. sub Allgemeines.

#### III. Subcl.: Radiolaria.

Carpenter, George H. and others, cf. sub Allgemeines.

Entz, Géza jun. cf. sub Allgemeines.

Moroff, Theodor (1910): Über vegetative und reproduktive Erscheinungen bei Thalassicola. Festschr. Hertwig Bd. 1 p. 73-122, 65 figg.

Ostenfeld, C. H., et C. Wesenberg-Lund cf. sub Allgemeines.

Principi, Paolo (1910): Contributo allo studio dei radiolari miocenici italiani.

Boll. Soc. geol. ital. Vol. 28 p. 1—22, 1 tav. [64 nn. spp. in: Cenosphaera 2, Carposphaera 2, Thecosphaera, Dorysphaera, Doryconthidium 2, Dorylonchidium 2, Stylosphaera, Amphisphaera 2, Amphistylus 2, Staurolonche, Staurosphaera, Hexastilus, Haliomma, Cenellipsis 3, Lithapium, Prunulum Dorydruppa 2, Druppocarpus. Lithatractus, Porodiscus 5, Ommatodiscus 2,

Stylodictya, Spongotrochus, Dorcadospyris, Tristylospyris, Dictyospyris, Cornutanna. Cyrtocalpis 2, Lychnocanium, Sethocyrtis 3, Theocorys 3, Stichocorys 3, Lithomitra, Eucyrtidium 3, Eusyringium, Syringium n. g.. Cyrtocapsa 3, Stylocapsa n. g. 3. 2 nn. varr. in: Siphonosphaera, Xyphosphaera.]

Samojlow, J. W. cf. sub Allgemeines.

Stiasny, Gustav (1911): Über die Entstehung der Kristalloide in den Kernen der Sphärozoen. Zool. Anz. Bd. 37 p. 487—490, 1 fig.

- cf. sub Allgemeines.

#### IV. Subcl.: Mycetozoa.

Grove, W. B. (1910): The Fauna of the Midland Plateau. The Mycetozoa. Proc. Birgmingham nat. Hist. philos. Soc. Vol. 12 No. 3, 23 pp.

### II. Cl.: Cnidosporidia.

Auerbach, M. (1910): Zwei neue Cnidosporidien aus cyprinoiden Fischen. Zool.
Anz. Bd. 36 p. 440—441, 1 fig. [2 nn. spp. in: Myxidium, Plistophora.]

#### I. Ordo: Microsporidia.

Auerbach, M. cf. sub Cnidosporidia.

Drew, G. Harold (1910): Some notes on parasitic and other diseases of fish. Parasitology Vol. 3 p. 54-62, 1 pl. [Glugea shiplei n. sp.]

Mrázek, Al. (1910): Sporozoenstudien. Zur Auffassung der Myxocystiden. Arch Protistenkunde Bd. 18 p. 245—259, 2 Taf., 5 figg. [Einfach eine von Microsporidien infizierte Wirtszelle].

Stempell, W. (1910): Entwicklungsgang des Erregers der Pébrine-Krankheit der Seidenraupe. 38. Jahresber. westfäl. Prov.-Ver. Zool. Sect. p. 36-38.

- cf. sub Technik.

#### II. Ordn.: Sarcosporidia.

- Erdmann, Rh. (1910): Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Hammelsarkosporids in der Maus. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 53 p. 510-516, 4 Taf.
- (1910): Die Entwicklung der Sarcocystis muris in der Muskulatur. Sitz.-Ber.
   Ges. nat. Freunde Berlin 1910 p. 377-387, 2 Taf., 5 figg.
- (1911): Neuere Befunde aus dem Entwicklungskreis der Sarkosporidien. Verh. Ges. deutsch. Nat. Ärzte 82. Vers. Tl. 2 Hälfte 1 p. 159-162, Disk. 162-163.
   Muratet, L. cf. infra Sabrazès, J.
- Negri, Adelchi (1910): Osservazioni sul sarcosporidi. Nota III. Arch. Sc. med. Torino Vol. 34 p. 255-269, 1 tav.
- Rátz, István (1908/09): Az izmokban élősködő véglényekről és a magyar faunában előforduló fajaikról. Állatt. Közlem. Köt. 7 p. 177-178; Köt. 8 p. 1-37, 3 Tábl. Über die in Muskeln parasitierenden Sarcosporidien und deren in Ungarns Fauna vorkommende Arten. p. 180; Bd. 8 p. 91 -95. [7 spp., 2 nn. in Sarcocystis.]
- Sabrazès, J. et L. Muratet (1909): Présence de kystes à Sarcosporidies, dans le tissu musculaire, au voisinage immédiat d'une tumeur fibro-sarcomateuse chez un Cheval. C. R. Soc. Biol. Paris T. 67 p. 395—396.



Sabrazès, J. et L. Muratet (1911): Toxicité des pulpes glycérinées de Sarcosporidies du Cheval. (Réun. biol. Bordeaux.) C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 661—662.

Shipley, A. E. cf. sub Allgemeines.

Ward, Henry B. cf. sub Allgemeines.

Weber, A. (1909): Altérations des fibres musculaires striées sous l'influence des Sarcosporidies. C. R. Soc. Biol. Paris T. 66 p. 566-568.

#### III. Ordo: Myxosporidia.

Auerbach, M. cf. sub Cnidosporidia.

- Аверинцевъ. С. [Awerinzew, S.] (1908): Изследованія надъ паразигическими простейними. I—VII. Studien über parasitische Protozoen. I—VII. Труды Спб. Общ. Есгеств. Trav. Soc. Nat. St.-Pétersbourg Vol. 38 p. V—XII + 1—139, 4 Taf. [3 nn. spp. in: Ceratomyxa, Elentheroschizon, Metchnikovella.]
- Аверинцевъ, С. В. [Awerinzew, S. W.] (1910): Новыя данныя по исторіи развитія Lymphocystis johnstonei. (Предварительное сообщеніе.) [Données nouvelles sur l'histoire du développement de Lymphocystis johnstonei (Note préliminaire). Извъсті ядкац. Наукъ Сиб. Bull. Acad. Sc. St.-Pétersbourg (6) Т. 4 р. 1327—1332, 6 figg.

Chatton, Édouard (1911): Sur une Cnidosporidie sans cnidoblaste (Paramyxa paradoxa n. g., n. sp.). C. R. Acad. Sc. Paris T. 152 p. 631—633, 10 figg.

Lampert, K. (1910): Fischparasiten und Fischkrankheiten. Jahresh. Ver. vaterl. Nat. Württemberg Jahrg. 66 p. LXXIV—LXXV.

Parisi, B. (1910): Sphaerospora caudata n. sp. Zool. Anz. Bd. 36 p. 253—254, 3 figg. Surbeck, G. (1910): Eine auffallende Parasitenhäufung bei Coregonen. Schweiz. Fisch.-Zeitg. Jahrg. 18 p. 245—250.

Wegener, Georg (1909): Die Ektoparasiten der Fische Ostpreußens. Schrift. phys. ökon. Ges. Königsberg Jahrg. 50 p. 195—286, 2 Taf., 45 figg. [7 nn. spp. in: Gyrodactylus, Dactylogyrus 5, Myxobolus. Monocoelium n. g. pro Ancyrocephalus momenteron.]

### IV. Ordo: Actinomyxidia.

Raabe, Henryk (1909): Actinomyxidia i Haplosporidia, dwa nowe rzędy w systematyce Neosporidia. (Les Actinomyxidies et les Haplosporidies, deux nouveaux genres de la systématique des Neosporidies.) Kosmos Lwów Roczn. 34 p. 452—460, 3 figg.

#### Haplosporidia.

Raabe, Henryk cf. sub Actinomyxidia.

# III. Cl.: Mastigophora.

#### I. Subcl.: Flagellata.

a) Sämtliche Ordnungen exklusive Binucleata.

Abshagen, Gustav (1909): Das Phytoplankton des Greifswalder Boddens. 11. Jahresber. geogr. Ges. Greifswald p. 61—159, 1 Taf.



Alexeieff, A. (1909): Les Flagellés parasites de l'intestin des Batracieus indigènes. C. R. Soc. Biol. Paris T. 67 p. 199—201. [Macrostoma caulleryi n. g., n. sp.]

— (1910): Sur les Flagellés intestinaux des poissons marins (Note préliminaire). Arch. Zool. expér. (5) T. 6 p. V—XX, 12 figg. [Trichomonas motellae n. sp.]

— (1911): Sur les "kystes de Trichomonas intestinalis" dans l'intestin des Batraceins (sic!). Bull. scient. France Belgique (7) T. 44 p. 333—355, 1 pl., 2 figg.

— (1911): Sur la morphologie et la division de Bodo caudatus (Duj.) Stein. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 130—132, 11 figg.

Amison, Elizabeth E. cf. infra sub Hadley, Philip B.

Baumann, Franz cf. sub Allgemeines.

Beauchamp, P. de (1911): Astasia captiva n. sp., Euglénien parasite de Catenula lemnae Ant. Dug. Arch. Zool. expér. (5) T. 6 Notes et Rev. p. LII —LVIII, 2 figg.

Beaurepaire, Aragão H. de (1910): Pesquizas sobre a Polytomella agilis n. g., n. sp. Untersuchungen über Polytomella agilis n. g., n. sp. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro T. 2 p. 42—57, 1 est.

Bordas, L. cf. sub Ciliata.

Brehm, V. u. F. Ruttner (1910): Süßwasserorganismen aus Dalmatien, Bosnien und der Herzegowina. Arch. Hydrobiol. Planktonkde. Bd. 6 p. 85-98, 4 figg.

Brewer, Isaac W. (1910): The Animal Parasites found in the Intestines of Native Children in the Philippine Islands. N. Y. med. Journ. Vol. 91 p. 1112—1113.

Büttner, J. (1911): Die farbigen Flagellaten des Kieler Hafens. Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Kiel N. F. Bd. 12 p. 119—136, 9 figg. [6 nn. spp. in: Ochromonas, Phaeocystis 2, Uroglena, Cryptomonas, Cyanomonas.]

Bujor, Paul cf. sub Allgemeines.

Carpenter, George H. and others cf. sub Allgemeines.

Chagas, Carlos cf. infra Hartmann, Max.

Chatton, Edouard cf. sub Binucleata.

Cole, Leon J. cf. sub Ciliata.

Daday, E. von cf. sub Allgemeines.

Dakin, W. J. cf. infra Herdman, W. A.

De Marchi, Marco cf. sub Allgemeines.

Desroche, Paul (1911): Sur une interprétation de la loi de Weber-Fechner. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 571-573. [Zoospores de Chlamydomonas; rapport entre les intensités lumières et la vitesse de réaction.]

Edmondson, C. H. cf. sub Allgemeines.

Entz, Géza jun. cf. sub Allgemeines.

Fermi, Claudio cf. sub Allgemeines.

Flu, P. C. cf. sub Allgemeines.

Gonder, Richard (1910): Lamblia sanguinis n. sp. (Gonder). Arch. Protistenk. Bd. 21 p. 209-212, 1 fig.

Guiart, J. cf. sub Allgemeines.

Hadley, Philip B. and Elizabeth E. Amison (1911): Further Studies on Blackhead in Turkeys. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 58 p. 34-41.

Hardy, A. D. (1911): On the Occurrence of a Red Euglena near Melbourne. Victorian Natural. Vol. 27 p. 215—220, 1 pl. [E. rubra n. sp.] Hartmann, Max e Carlos Chagas (1910): Estudos sobre flajelados. Flagellaten-Studien. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro T. 2 p. 64—125, 6 est., 15 figg. [2 nn. spp. in Cercomonas, Prowazekia n. g.]

Herdman, W. A., Andrew Scott and W. J. Dakin (1909/10): An Intensive Study of the Marine Plankton around the South End of the Isle of Man. II.
17th Rep. Lancashire Sea-Fish. Lab. p. 141—250, 16 figg. — Trans. Liverpool biol. Soc. Vol. 23 p. 243—332, 16 figg. — III. 18th Rep. Lancashire Sea-Fish. Lab. p. 193—297, 21 figg. — Trans. Liverpool biol. Soc. Vol. 24 p. 255—359, 21 figg.

Hofsten, N. von u. S. Bock cf. sub Allgemeines.

Honigmann, Hans cf. sub Allgemeines.

Lauterborn, R. cf. sub Allgemeines.

Léger, André cf. supra Chatton, Edouard.

Lemmermann, E. (1910): Beiträge zur Kenntnis der Planktonalgen. Arch. Hydrobiol. Planktonkde. Bd. 5 p. 291-338, 36 figg. [Dinobryon inflatum n. sp. 1 n. var. in Trachelomonas.]

Mackinnon, Doris L. (1910): New protist parasites from the intestine of Trichoptera. Parasitology Vol. 3 p. 245—254, 1 pl. [Trichomastix trichopterae n. sp., Spirochaete.]

Marsson, M. cf. sub Allgemeines.

Minchin, E. A. cf. sub Allgemeines.

Ostenfeld, C. H. (1910): Halosphaera and Flagellata. Cons. perman. intern. Explor. Mer Bull. trim. Res. Crois périod. p. 20-38.

Ostenfeld, C. H. et C. Wesenberg-Lund cf. sub Allgemeines.

Pascher, Adolf (1910): Chrysomonaden aus dem Hirschberger Großteiche. Untersuchungen über die Flora des Hirschberger Großteiches. I. Teil. Chrysomonaden. Intern. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrog. Bd. 1. Monogr. u. Abh. bot. T. 1 p. 1—66, 3 Taf. [8 nn. spp. in: Chrysapsis (n. g. pro Chromulina fenestrata, Chromulina 4, Ochromonas 2, Dinorbryon. Sphaleromantis n. g. pro Chromulina ochracea.]

Poenaru, I. (1911): Sur un flagellé rencontré dans une éruption vulvo-vaginale pustulo-ulcèreuse, chez une Bufflesse. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 624 —625. [Se rapproche quelque peu de Monas pyophila Grimm.]

Prowazek, S. von cf. sub Allgemeines.

Raff, Janet W. cf. sub Allgemeines.

Rátz, István (1910): Trichomonas galamb májában. Állatt. Közlem. Köt. 9 p. 192—197, 1 fig. — Trichomonas aus der Leber der Tauben p. 209—210.

Rosenheck, Charles and G. L. Rohdenburg (1911): Chyluria containing the Cercomonas hominis. N. Y. med. Journ. Vol. 93 p. 372, 1 fig.

Rouband, E. cf. supra Bonet, G.

Ruttner, F. cf. supra Brehm, V.

Schurig, Walther cf. sub Allgemeines.

Scott, Andrew cf. supra Herdman, W. A.

Senn, G. (1911): Oxyrrhis, Nephroselmis und einige Euflagellaten, nebst Bemerkungen über deren System. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 97 p. 605—672, 2 Taf., 8 figg. [Helcomastix globosa n. g., n. sp.]

Stiasny, Gustav cf. sub Allgemeines.

Tanaka, Y. cf. sub Allgemeines.

H. H. FIELD

- Wager, Harold (1910): The Effect of Gravity upon the Movements and Aggregation of Euglena viridis Ehrb., and other Micro-organisms. Proc. R. Soc. London Vol. 83 B p. 94—96.
- Ward, Henry B. cf. sub Allgemeines.
- Wenyon, C. M. (1910): A new Flagellate (Macrostoma mesnili n. sp.) from the human intestine with some remarks on the supposed cysts of Trichomonas. Parasitology Vol. 3 p. 210—216, 1 pl., 2 figg.
- West, G. S. (1910): Some New African Species of Volvox. Journ. Quekett micr. Club (2) Vol. 11 p. 99-104, 1 pl., p. 219-220. [2 nn. spp.]
- Woronkow, N. W. cf. sub Allgemeines.

#### b) Binucleata.

- Anonymus (1909): The development of Trypanosomes in Tsetse-Flies. Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 1 p. 165—177, 1 fig.
- (1909): The cultivation of Trypanosomes on artificial media. Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 1 p. 287—294, 325—326.
- Alexeieff, A. (1910): Sur quelques points de la structure des Binucléates de Hartmann. C. R. Soc. Biol. Paris T. 69 p. 532—534. [Le prétendu blépharoblaste des Trypanoplasmes et des Bodo n'est pas un blépharoblaste].
- Bagshawe, Arthur (1909/10): Recent Advances in our Knowledge of Sleeping Sickness. Trans. Soc. trop. Med. Hyg. Vol. 3 p. 3, p. 1—41; Vol. 4 p. 1—32.
- Balfour, Andrew cf. sub Thomson, Douglas B.
- Barratt, J. O., Wakelin und Warrington Yorke (1909): Über den Mechanismus der Entstehung der Hämoglobinurie bei Infektionen mit Piroplasma canis. Zeitschr. Immunitätsforsch. exper. Therap. Orig. Bd. 4 p. 313-330.
- Basile, Carlo (1910): Sulla Leishmaniosi del cane e sull'ospite intermedio del Kala-Azar infantile. Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 19 Sem. 2 p. 523-527.
- (1911): Sulla Leishmaniosi e sul suo modo di trasmissione. Rend. Accad. Lincei
   (5) Vol. 20 Sem. 1 p. 479—485.
- Bateman, H. R. cf. infra Bruce, David.
- Bertarelli, E. (1910): Conoscenze nuove sulla malattia del sonno e la funzione dei trasmettitori di forme protozoarie. Morgagni Anno 52 Pt. 2 (Riv.) p. 557-560.
- Bordas, L. (1907): Les Piroplasmes et la piroplasmose des bovidés (Malaria Bovine). Naluraliste Paris Ann. 29 p. 65—67, 3 figg.
- Bouet, G., et E. Roubaud (1911): Sur la présence au Dahomey et le mode de transmission du Leptomonas Davidi Lafont, flagellé parasite des Euphorbiacées. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 55-57, 11 figg.
- Breinl, A., and E. Hindle (1909): The Morphology of Piroplasma canis. Rep. 78 th Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. p. 742.
- Brimont, E. (1909): Sur quelques hématozoaires de la Guyane. C. R. Soc. Biol. Paris T. 67 p. 169-171.
- cf. infra Mesnil. F.
- Brochet, A. cf. infra Vossal, F. J.



- Bruce, David, A. E. Hamerton, H. R. Bateman, and F. P. Mackie (1910):
  Trypanosome Diseases of Domestic Animals in Uganda. I. Trypanosoma
  pecorum. Proc. R. Soc. London Vol. 82 B. p. 468-479, 2 pls. Journ.
  trop. Med. Hyg. London Vol. 13 p. 265-267. [Morphology of Tr.
  pecorum.]
- — (1911): Trypanosome Diseases of Domestic Animals in Uganda. IV.
   Trypanosoma uniforme, sp. nov. Proc. R. Soc. London Vol. 83 B p. 176
   179, 1 pl. [T. uniforme n. sp.] Journ. trop. Med. Hyg. London Vol. 14 p. 17—19. Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 3 1911 p. 128.
- — (1911): Trypanosome Diseases of Domestic Animals in Uganda. V.
   Trypanosoma nanum (Laveran). Proc. R. Soc. London Vol. 83 B p. 180
  186, 2 pls. Journ. trop. Med. Hyg. London Vol. 14 p. 33—35, 2 figg. Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 3 1911 p. 128—129.
- — (1911): Experiments to Ascertain if Trypanosoma gambiense during its Development within Glossina palpalis is Infective. Proc. R. Soc. London Vol. 83 B p. 345—348. Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 3, 1911 p. 155—158.
- Brunce David, A. E. Hamerton, and H. R. Bateman (1911): Experiments to Ascertain if Antelope may Act as a Reservoir of the Virus of Sleeping Sickness (Trypanosoma gambiense). Proc. R. Soc. London Vol. 83 B p. 311—327. [No antelope found naturally infected.] Journ. trop. Med. Hyg. London Vol. 14 p. 65—72. Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 3 p. 75—76, 101—108.
- - (1911): Experiments to Ascertain if the Domestic Fowl of Uganda may Act as a Reservoir of the Virus of Sleeping Sickness (Trypanosoma gambiense). Proc. R. Soc. London Vol. 83 B p. 328-334. [Negative.] Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 3 1911 p. 108—109. Journ. trop. Med. Hyg. London Vol. 14 p. 97—99.
- Cannata, S. cf. infra Jemma, R.
- Cardamatis, Jean P. (1910): La malaria infantile. Arch. Méd. Enfants T. 13 p. 641-665.
- Castellani, Aldo, and Albert J. Chalmers (1910): Note on an Intestinal Flagellate in Man. Philippine Journ. Sc. B. Vol. 5 p. 211—213, 1 pl. [Bodo asiaticus n. sp.]
- Castellani, Aldo (1911): Ramarks on the possible plurality of species of the Trypanosomes affecting man in Africa. Journ. trop. Med. Hyg. London Vol. 14 p. 17.
- Chatton, Edouard (1909): Sur un Trypanosomide nouveau d'une Nyctéribie, et sur les relations des formes Trypanosoma, Herpetomonas, Leptomonas et Crithidia. C. R. Soc. Biol. Paris T. 67 p. 42-44, 10 figg. [Crithidia nycteribiae n. sp.]
- (1909): Sur un Trypanosomide nouveau, Leptomonas agilis, d'une Réduve indigène (Harpactor iracundus Scop.)
   C. R. Soc. Biol. Paris T. 66 p. 981
   —982.
- Chatton, Édouard, et André Leger (1911): Sur quelques Leptomonas de Muscides et leurs Leptotrypanosomes. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 120 —122, 26 figg.
- (1911): Eutrypanosomes, Leptomonas et Leptotrypanosomes chez Drosophila confusa Staegar (Muscide). C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 34-36, 1 fig.

- Christomanos, A. (1911): Kala-Azar-Fälle in Griechenland. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 37 p. 641-644, 1 fig.
- Cleland, J. Burton (1909): Is Blackwater Fever the expression of Anaphylaxis to a Malarial Plasmodium? Journ. trop. Med. Hyg. London Vol. 12 p. 302-303.
- cf. infra Johnston, T. Harvey.
- Cleland, J. Burton, and T. Harvey Johnston (1909): Descriptions of New Haemoprotozoa from Birds in New South Wales, with a Note on the Resemblance between the Spermatozoa of certain Honeyeaters (Fam. Meliphagidæ) and Spirochaete-Trypanosomes. Journ. Proc. R. Soc. N. S. Wales Vol. 43 p. 75—96, 50 figg., 2 pls. [4 nn. spp. in: Halteridium.]
- Cook, Albert R. (1908): On Sleeping Sickness as met with in Uganda, especially with regard to its Treatment. Trans. Soc. trop. Med. Hyg. Vol. 1 p. 25-43.
- Craig, Charles F. (1907): A Study of Latent and Recurrent Malarial Infection and the Significance of Intracorpuscular Conjugation in the Malarial Plasmodia. Journ. infect. Diseases Vol. 4 p. 108—140, 1 pl. [Dormant zygote stage.]
- (1910): Studies in the Morphology of Malarial Plasmodia after the Administration of Quinine and in Intracorpuscular Conjugation. Journ. infect. Diesases Vol. 7 p. 285—318, 13 figg.
- Cropper, J. (1908): Phenomenal Abundance of Parasites in the Peripheral Circulation of a Fatal Case of Pernicious Malaria. Trans. Soc. trop. Med. Hyg. Vol. 1 p. 145—148. Discuss. 148—151.
- Darling, S. T. (1910): Autocthonous Oriental Sore in Panama. Trans Soc. trop. Med. Hyg. Vol. 3 p. 60-63.
- Delance, P. (1911): Sur l'existence des formes Trypanosomes dans les cultures de T. Lewisi. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 704—706.
- Deseler, Bruno (1910): Ein Beitrag zur Züchtung von Piroplasmen in künstlichen Nährböden. Zeitschr. Hyg. Infektionskrankh. Bd. 67 p. 115—134, 1 Taf.
- Diard (1909): Hématozoaires paludéens. Amibes leucocytaires Moustiques. Bull. Soc. Hist. nat. Autun No. 22 Proc.-Verb. p. 138—165.
- Di Cristina, G. cf. infra Jemma, R.
- Dobell, B. Clifford (1910): Contributions to the Life-history of Haemocystidium simondi Castellani et Willey. Festschr. Hertwig Bd. 1 p. 123—132, 1 pl.
- cf. sub Allgemeines.
- Dodd, S. cf. infra Gilruth, J. A.
- Dönitz, W. (1909): Zum 100. Geburtstag von Charles Darwin. Sitz.-Ber. Ges. nat. Freunde Berlin 1909 p. 313—338, 3 figg. [Auslese bei Erzeugung atoxylfester Trypanosomen. Schädlinge und ihre Bekämpfung durch Parasiten.]
- Eccles, R. G. cf. sub Sporozoa.
- Fantham, H. B. (1910): On the Occurrence of Schizogony in an Avian Leucocytozoön, L. Lovati, parasitic in the Red Grouse, Lagopus scoticus. Ann. trop. Med. Parasit. Liverpool Vol. 4 p. 255—260, 1 pl.
- cf. infra Nutall, George H. F.
- cf. infra Stephens, J. W. W.



- Fantham, H. B. (1911): The Life-history of Trypanosoma gambiense and Trypanosoma rhodesiense as seen in Rats and Guinea-pigs. Ann. Trop. Med. Parasit. Liverpool Vol. 4 p. 465—485, 1 pl., 2 figg. [Formation an structure of latent bodies; metamorphosis into trypanosomes.]
- (1911): The Life-History of Trypanosoma gambiense and Trypanosoma rhodesiense as seen in Rats and Guinea-pigs. Proc. R. Soc. London Vol. 83 B p. 212—227, 1 pl., 2 figg. [Formation and structure of latent bodies; passage to flagellate form.] Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 3 1911 p. 56—58.
- Fantham, H. B., and J. G. Thomson (1911): Enumerative studies on Trypanosoma gambiense and Trypanosoma rhodesiense in rats, guinea-pigs, and rabbits; periodic variations disclosed. Ann. Trop. Med. Parasit. Liverpool Vol. 4 p. 417—463, 8 figg.
- Galli-Valerio, B. cf. sub Allgemeines.
- Gilruth, J. A., Georgina Sweet and S. Dodd (1910): Notes on Blood Parasites. Proc. R. Soc. Victoria N. S. Vol. 23 p. 231—241, 3 pls. [2 nn. spp. in: Proteosoma, Haemogregarina.]
- Gonder, Richard (1910): Die Entwicklung von Theileria parva, dem Erreger des Küstenfiebers der Rinder in Afrika. Arch. Protistenkde. Bd. 21 p. 143—165, 5 Taf., 1 fig.
- (1910): Der Zeugungskreis von Theileria parva, dem Erreger des Küstenfiebers der Rinder in Afrika. Zusammenfassende Beschreibung. Zeitschr. Infektionskrankh. parasit. Krankh. Hyg. Haustiere Bd. 8 p. 406—416, 1 Taf.
- (1910): On the Development of Piroplasma parvum (Protozoa) in the various Organs of Cattle. Trans. R. Soc. South Africa Vol. 2 p. 63—68, 3 figg.
- (1911): Theileria parva und Babesia mutans, Küstenfieberparasit und Pseudoküstenfieberparasit. (Vergleichende Studie.) I. Teil. Arch. Protistenkde. Bd. 21 p. 222—231, 4 Taf.
- (1911): The Development of Theileria parva, the Cause of East Coast Fever of Cattle in South Africa. Dent. Agric. Union South Afric. Rep. Governm. veter. Bacteriol. 1909/10 p. 69—83, 5 pls.
- Graden witz, A. (1911): La lutte contre la maladie du sommeil. Nature Paris Ann. 39 Sem. 1 p. 159—162, 3 figg.
- Guiart, J. cf. sub Allgemeines.
- Guthrie, C. C. (1905): A Contribution to the Clinical Knowledge of Texas Fever. Journ. infect. Diseases Vol. 2 p. 529—554, 2 figg.
- Hamerton, A. E. cf. supra Bruce, David.
- Hindle, E. cf. supra Breinl, A.
- (1909): The life history of Trypanosoma dimorphon Dutton & Todd. Univ. California Public. Zool. Vol. 6 p. 127-144, 3 pls., 1 fig.
- (1910): Degeneration phenomena of Trypanosoma gambiense. Parasitology Vol. 3
   p. 423—435, 1 pl. Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 3 1911 p. 58—60.
- (1910): A biometric study of Trypanosoma gambiense. Parasitology Vol. 3
   p. 455-458, 2 figg. Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 3 1911 p. 60-61.
- (1911): Transmission of Trypanosomes. The Passage of Trypanosoma gambiense through Mucous Membranes and Skin. Parasitology Vol. 4 p. 24—27. Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 3 1911 p. 209—210.
  - Archiv für Protistenkunde. Bd. XXIII.

12

- Jemma, R., G. Di Cristina u. S. Cannata (1910): Experimentelle Infektion mit "Leishmania infantum" bei Hunden. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 57 p. 59—68.
- Johnston, T. Harwey cf. sub Allgemeines.
- cf. supra Cleland, J. Burton.
- Johnston, T. Harvey, and J. Burton Cleland (1909): On a new Melanin-Producing Haematozoon from an Australian Tortoise. Journ. Proc. R. Soc. N. S. Wales Vol. 43 p. 97—103, 12 figg. [Haemocystidium chelodinae n. sp.]
- (1911): The Hæmatozoa of Australian Reptilia. No. 1. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales Vol. 35 p. 677—685, 1 pl., 1 fig. [3 nn. spp. in Haemogregarina.]
- Jollos, Victor (1910): Bau und Vermehrung von Trypanoplasma helicis. Arch. Protistenkde. Bd. 21 p. 103-110, 1 Taf.
- Jowett, Walter (1910): A Further Note on the Drug Treatment of Biliary Fever or Malignant Jaundice of the Dog (Canine Piroplasmosis). Agric. Journ. Cape Good Hope Vol. 36 p. 541-546.
- (1910): Some Canine Notes. Agric. Journ. Cape Good Hope Vol. 37 p. 518-527.
- (1911): Further Note on a Cattle Trypanosomiasis of Portuguese East Africa. Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 3, 1911, p. 184—186.
- Kendall, Arthur J. (1906): A New Species of Trypanosome Occurring in the Mouse, Mus musculus. Journ. infect. Diseases Vol. 3 p. 228-231. [Tr. musculi.]
- Kermorgant (1907): Sur l'épidémie de paludisme qui a sévi sur les Hauts-Plateaux de Madagascar, de janvier à juillet 1906. Bull. Acad. Méd. Paris (3) T. 57 p. 291-311, 1 fig.
- Kerr, T. S. (1910): A Case of Malignant Malaria, with an Unusual Development of Crescents. Trans. Soc. trop. Med. Hyg. Vol. 3 p. 399-402.
- Kleine, F. (1910): Trypanosomenbefunde am Tanganyka und andere Beobachtungen. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 36 p. 1400—1403.
- Lafont, A. (1909): Sur la présence d'un parasite de la classe des Flagellés dans le latex de l'Euphorbia pilulifera. C. R. Soc. Biol. Paris T. 66 p. 1011—1013. [L. davidi n. sp.]
- Laveran, A. et L. Nattan-Larrier (1911): Sur un Leucocytozoon de l'aigle pêcheur Haliaetus vocifer. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 686—688, 6 figg.
- Laveran, A. et A. Pettit (1909): Sur une hémamibe de Melopelia leucoptera L.
  C. R. Soc. Biol. Paris T. 66 p. 952—954, 13 figg. [H. melopeliae n. sp.]
   (1909): Infection légère du Cobaye par la Leishmania Donovani. C. R. Soc. Biol. Paris T. 67 p. 8.
- Laveran, A. et A. Thiroux (1911): Identification des Trypanosomes pathogènes.
   C. R. Acad. Sc. Paris T. 152 p. 487—490.
   Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 3 1911 p. 180—182. [Doit être basée sur l'ensemble des caractères morphologiques, sur l'action pathogène sur les différents animaux; sur les méthodes de séro-diagnostic.]
- Lebedeff, W. (1910): Über Trypanosoma rotatorium Gruby. Festschr. Hertwig Bd. 1 p. 397—436, 2 Taf., 9 figg.
- Leger, André cf. supra Chatton, Edouard.
- Léger, M. cf. infra Mathis, C.



- Levaditi, C., et St. Mutermilch (1909): Le mécanisme de la création des variétés de Trypanosomes résistant aux anticorps. C. R. Soc. Biol. Paris T. 67 p. 49-51. [Dû à une simple sélection.]
- Levaditi, C. et C. Twort (1911): Sur la trypanotoxine du Bacillus subtilis.

  Propriétés de la toxine. (Première note.) C. R. Soc. Biol. Paris T. 70
  p. 645—647.
- Lichtenheld, G. (1911): Beurteilung eines Befundes von Koch'schen Plasmakugeln in Niereninfarkten einer Elenantilope. Zeitschr. Infektionskrankh. parasit. Krankh. Hyg. Haustiere Bd. 9 p. 155—156.
- Mackie, F. P. cf. supra Bruce, David.
- Mackinnon, Doris L. (1910): Herpetomonads from the alimentary tract of certain Dung-flies. Parasitology Vol. 3 p. 255-274, 1 pl., 4 figg.
- MacNeal, Ward J. cf. infra Novy, F. G.
- Manceaux, L. cf. infra Nicolle, Charles.
- Manson, Patrick (1908): Demonstration of Oriental Sore and its Parasite. Trans. Soc. trop. Med. Hyg. Vol. 1 p. 44—47. — Discuss. p. 48—51.
- Martini (1910): Über Prowazekia cruzi und ihre Beziehungen zur Ätiologie von ansteckenden Darmkrankheiten zu Tsingtau. Zeitschr. Hyg. Infektionskrankh. Bd. 67 p. 275—278, 2 figg.
- Mathis, C. et M. Léger (1909): Présence d'un leucocytozoaire chez les Chiens du Tonkin. C. R. Soc. Biol. Paris T. 67 p. 98—100.
- (1910): Parasites sanguicoles d'un passereau du Tonkin (Ixus hainanus, boulboul de l'île d'Hainan).
   C. R. Soc. Biol. Paris T. 69 p. 30—32.
   [3 nn. spp. in: Leucocytozoon, Trypanosoma, Microfilaria.]
- (1911): Leucocytozoon d'un Paon, d'un Crabier et d'un Bengali du Tonkin.
   C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 211—212. [3 nn. spp. in: Leucocytozoon.]
- Mayer, Martin (1911): Über ein Halteridium und Leucocytozoon des Waldkauzes und deren Weiterentwicklung in Stechmücken. Arch. Protistenk. Bd. 21 p. 232—254, 2 Taf. [Halteridium syrnii n. sp.] Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 3 1911 p. 189—190.
- Mesnil, F. et E. Brimont (1910): Trypanosome et Microfilaire d'un Edenté, le Tamandua tridactyla (L). C. R. Soc. Biol. Paris T. 69 p. 148—151, 4 figg. [1 n. sp. in Trypanosoma.]
- Meyer, Georg (1910): Die geographische Verbreitung der Schlafkrankeit. Petermann's Mitt. Bd. 56 p. 57-58. 1 Taf.
- Meyer, K. F. (1911): Beiträge zur Genese und Bedeutung der Koch'schen Plasmakugeln in der Pathogenese des afrikanischen Küstenfiebers. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 57 p. 415—432, 3 Taf. [Sind Entwicklungszustände von Piroplasma parvum.]
- (1911): Notes on the Nature of Koch's Granules and Their Rôle in the Pathogenesis of East Coast Fever. Dept. Agric. Union South Afric. Rep. Governm. veter. Bacteriol. 1909/10 p. 56—68, 1 pl. [Are a developmental stage of P. parvum.]
- Mießner, H. u. K. B. Immisch (1910): Untersuchungen über die ostpreußische Beschälseuche und ihre Beziehungen zur algerischen Dourine. Arch. wiss. prakt. Tierheilkde. Bd. 36 Suppl.-Bd. p. 306—346.
- Mohler, John R. and William Thompson (1911): A study of Surra found in an Importation of Cattle, followed by Prompt Eradication. 26th ann. Rep. Bur. anim. Industry U. S. Dept. Agric. p. 81—98, 3 pls., 2 figg.

12\*

- [Trypanosoma evausi. Rôle of the Tabanidae in the Transmission of Surra.]
- Montgomery, R. E. (1910): Trypanosomes and their Transmission (Fly Disease) in Relation to South Africa. Proc. Rhodesia scient. Ass. Vol. 9 p. 14—40.
- Moore, B., M. Nierenstein and J. L. Todd (1908): The Treatment of Trypanosomiasis. Trans. Soc. trop. Med. Hyg. Vol. 1 p. 14-21.
- Mühlens, P. (1910): Über einheimische Malaria quartana. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 36 p. 1948-1951, 4 figg.
- cf. sub Allgemeines.
- Mutermilch, St. cf. supra Levaditi, C.
- Nägler, Kurt (1910): Prowazekia parva n. sp., eine weitere freilebende Binucleatenform. Arch. Protistenk. Bd. 21 p. 111—116, 1 Taf.
- Nattan-Larrier, L. cf. supra Laveran, A.
- Neeb, H. M. (1910): The Parthenogenesis of the Female Crescent Body. Philippine Journ. Sc. B Vol. 5 p. 179—187, 1 pl. Disc. p. 244—245.
- Neiva, Arthur (1910): Formação de raça do hematozoario do impaludismo rezistente á quinina. Über die Bildung einer chininresistenten Rasse des Malariaparasiten. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro T. 2 p. 131—140.
- Nicolle, Charles et L. Manceaux (1910): Recherches sur le bouton d'Orient. Cultures, Reproduction expérimentale, Immunisation. Ann. Inst. Pasteur T. 24 p. 673—720, 3 figg.
- (1911): Culture de Leishmania tropica sur milieu solide. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 712—713.
- Nierenstein, M. cf. supra Moore, B.
- Novy, Frederick G. (1906): The Trypanosomes of Tsetse Flies. Journ. infect. Diseases Vol. 3 p. 394-411, 3 pls. [Tr. grayi n. sp.]
- Novy, F. G. and Ward J. Mac Neal (1904): On the Cultivation of Trypanosoma evansi. 6th Rep. Michigan Acad. Sc. p. 179.
- (1904): On the Filtration of Trypanosomes. 6th Rep. Michigan Acad. Sc. p. 180.
- (1905): On the Trypanosomes of Birds. Journ infect. Diseases Vol. 2 p. 256
   —308, 11 pls. [4 spp., 2 nn.: T. mesnili, T. laverani.]
- Novy, Frederick G., Ward J. Mac Neal and Harry N. Torrey (1907):

  •The Trypanosomes of Mosquitoes and other Insects. Journ. infect. Diseases
  Vol. 4 p. 223—276, 7 pls. [Tr. culicis, christophersi nn. spp.]
- Nuttall, George H. F. (1910): The degenerative appearances observed in Piroplasma canis and in Trypanosoma brucei following upon drug treatment. Parasitology Vol. 3 p. 202—209, 2 figg.
- (1910): On Haematozoa occurring in wild animals in Africa. 1. Piroplasma rossi n. sp. and Haemogregarina canis adusti n. sp. found in the Jackal.
   2. Spirochaeta bovis caffris n. sp. found in the Buffalo. Parasitology Vol. 3 p. 108-116, 2 pls.
- Nuttall, George H. F. and H. B. Fantham (1910): Theileria parva, the Parasite of East Coast Fever in Cattle. Observations on stained preparations. Parasitology Vol. 3 p. 117—129, 1 pl., 2 figg.
- Nuttall, George H. F. und C. Strickland (1910): Die Parasiten der Pferdepiroplasmose resp. der "Biliary Fever". (Vorläufige Mitteilung.) Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 56 p. 524—525. [Piroplasma caballi n. sp.]
- Pettit, A. cf. supra Laveran, A.



- Plehn (1910): Frische Eier von Bilharzia. (Berlin. med. Gesellsch.) Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 47 p. 451. [Malariaparasiten im Dunkelfeld.]
- Robertson, Muriel (1909): Hæmatozoa from some Ceylon Reptiles. Rep. 78th Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. 1908 p. 743—744.
- Ross, Ronald, and David Thomson (1910): A case of Sleeping Sickness studied by precise enumerative methods: regular periodical increase of the parasites disclosed. Ann. Trop. Med. Parasit. Liverpool Vol. 4 p. 261—265, 1 fig.
- (1910): Some Enumerative Studies on Malarial Fever. Ann. Trop. Med. Parasit. Liverpool Vol. 4 p. 267—306. — Proc. R. Soc. London Vol. 83 B p. 159—173.
- (1911): A case of sleeping sickness studied by precise enumerative methods: further observations. Ann. Trop. Med. Parasit. Liverpool Vol. 4 p. 395
   1 pl.
- (1911): A Case of Sleeping Sickness studied by Precise Enumerative Methods: Further Observations. Proc. R. Soc. London Vol. 83 B p. 187—211, 5 figg.
- Roubaud (1910): Précisions relatives aux phénomènes morphologiques du développement des Trypanosomes chez les Glossines. C. R. Acad. Sc. Paris T. 151 p. 1156—1158.
- Roudsky, D. (1911): Action pathogènes de Trypanosoma Lewisi Kent, renforcé, sur la Souris blanche. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 741-742.
- (1911): Sur la possibilité de rendre le Trypanosoma Lewisi virulent pour d'autres Rongeurs que le Rat. C. R. Acad. Sc. Paris T. 152 p. 56—58.
- Rowley-Lawson, Mary (1911): The aestivo-autumnal parasite: its sexual cycle in the circulating blood of man, with a description of the morphological and biologial characteristics of the parasite. Journ. exper. Med. Vol. 13 p. 263—289, 11 pls.
- Seitz (1910): Zur Frage der Hartmann'schen Binukleaten. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 56 p. 308-309, 1 Taf. [Zweikernig.]
- (1911): Zur Demonstration von Binukleaten. Verh. Ges. deutsch. Nat. Ärzte 82. Vers. Tl. 2 Hälfte 1 p. 163—165.
- Shibayama, G. (1910): On Malaria Parasites of the Orang-Outan. Philippine Journ. Sc. B Vol. 5 p. 189-191, 1 pl.
- Shipley, A. E. cf. sub Allgemeines.
- Stannus, Hugh S. (1910): Piroplasmosis among cattle in the Mombera District, Nyasaland, 1909. Parasitology Vol. 3 p. 307-311.
- Stephens, J. W. W., and H. B. Fantham (1910): On the peculiar morphology of a Trypanosome from a case of Sleeping Sickness and the possibility of its being a new species (T. rhodesiense). Ann. Trop. Med. Parasit. Liverpool Vol. 4 p. 343—350, 1 pl.
- Strickland, C. cf. supra Nuttall, George H. F.
- cf. infra Swellengrebel, N. H.
- Sweet, Georgina cf. supra Gilruth, J. A.
- Swellengrebel, N. H. (1910): Fixation and staining of Trypanosoma lewisi. Parasitology Vol. 3 p. 226-238, 7 figg.
- (1910): Normal and abnormal morphology of Trypanosoma lewisi, in the blood of the rat. Parasitology Vol. 3 p. 459-478, 15 figg.

- Swellengrebel, N. H. (1910): The Development of Trypanosoma lewisi outside the Vertebrate Host. Parasitology Vol. 3 p. 360-389, 21 figg.
- Swingle, Leroy D. (1908): On the Similarity between Blood-Platelets and Certain Hematozoa. Journ. infect. Diseases Vol. 5 p. 46—54, 1 pl.
- (1909): A Study on the Life History of a Flagellate (Crithidia melophagi, n. sp.) in the Alimentary Tract of the Sheep Tick (Melophagus ovinus). Journ. infect. Diseases Vol. 6 p. 98—121, 3 pls.
- Symmers (1911): Trypanosomiasis and Sleeping Sickness. Rep. Proc. Belfast nat. Hist. philos. Soc. 1909/10 p. 19—22.

Tanaka, Y. cf. sub Allgemeines.

Theiler, Arnold (1911): The Artificial Transmission of East Coast Fever. Dept. Agric. Union South Afric. Rep. Governm. veter. Bacteriol. 1909/10 p. 7—55, 4 pls.

Thiroux, A. cf. supra Laveran, A.

Thomson, William cf. supra Mohler, John R.

Thomson, J. G. cf. supra Fantham, H. B.

Thomson, David cf. supra Ross, Ronald. .

Thomson, Douglas B. and Andrew Balfour (1910): Two Cases of Nonulcerating "Oriental Sore", better termed Leishman Nodules. Trans. Soc. trop. Med. Hyg. Vol. 3 p. 107—128, 5 pls.

Todd, John L. (1909): A note on Recent Trypanosome Transmission Experiments. Journ. trop. Med. Vol. 12 p. 260—261.

- cf. supra Moore, B.

Torrey, Harry N. cf. Novy, Frederick G.

Twort, C. cf. supra Levaditi, C.

Uffard, G. B. (1910): Glossina palpalis et Trypanosoma Cazalboui. Ann. Inst. Pasteur T. 24 p. 276—295. [Le cycle évolutif de Tr. cazalboui se passe tout entier dans la trompe.]

Vassal, J. J., and A. Brochet (1909): Dengue in Indo-China: Epidemic on Board the "Manche". Philippine Journ. Sc. Vol. 4 B p. 21-35, 1 Taf.

Ward, Henry B. cf. sub Allgemeines.

- Wenyon, C. M. (1910): Some remarks on the genus Leucocytozoon. Parasitology Vol. 3 p. 63—72. The Leucocytozoa, a rejoinder to Mr. C. M. Wenyon, by Annie Porter p. 239—244.
- Yorke, Warrington (1910): On the pathogenicity of a Trypanosome (T. rhodesiense, Stephens and Fantham) from a case of sleeping sickness cotracted in Rhodesia. Ann. Trop. Med. Parasit. Liverpool Vol. 4 p. 351—368.
- (1911): A note on the pathology of lesions of the cornea and skin in animals experimentally infected with T. rhodesiense. Ann. Trop. Med. Parasit. Liverpool Vol. 4 p. 385—394, 2 pls.
- cf. supra Barratt, J. O. Wakelin.

#### II. Subcl.: Dinoflagellata.

#### I. Ordo: Peridinea.

Apstein, C. (1911): Biologische Studien über Ceratium tripos var. subsalsa Ostf. Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Kiel N. F. Bd. 12 p. 135—161, 10 figg.

Caullery, Maurice (1910): Ellobiopsis chattoni, n. g., n. sp. parasite de Calanus helgolandicus Claus, appartenant probablement aux Péridiniens. Bull. scient. France Belgique (7) T. 44 p. 201—214, 3 figg.



- Chatton, Edouard (1910): Sur l'existence de Dinoflagellés parasites cœlomiques. Les Syndinium chez les Copépodes pélagiques. C. R. Acad. Sc. Paris T. 151 p. 654—656. [Syndinium turbo n. g., n. sp.]
- Coutière, H. (1911): Sur les Ellobiopsis des Crevettes bathypélagiques. C. R. Acad. Sc. Paris T. 152 p. 409-411.
- Ents, Géza, jun. (1907): A Peridineak szervezetéről. Állatt. Közlem. Köt. 6 p. 11—30, 3 Tabl. — Die Organisation der Peridineen p. 49—50. [Conjugation von Ceratium hirundinella.]
- (1910): Egy édesvizi Gynodiniumról. Állatt. Közlem. Köt. 9 p. 157—163, 1 Tabl.,
   1 fig. Über ein Süßwasser-Gymnodinium. p. 207—208. [G. zachariasi.]
- Jörgensen, E. (1911): Die Ceratien. Eine kurze Monographie der Gattung Ceratium Schrank. Leipzig, Werner Klinkhardt, 8°, 124 pp., 10 Taf. [5 nn. spp. 2 nn. form. 5 nn. varr. C. kofoidui n. nom. pro C. eugrammum Kofoid non Peridinium eugrammum Ehrb. C. v. recurvum pro C. tripos buceros Karsten non Zacharias.]

### II. Ordo: Cystoflagellata.

Emmerling, O. (1909): Hydrolyse der Meerleuchtinfusorien der Nordsee (Noctiluca miliaris). Biochem. Zeitschr. Bd. 18 p. 372—374.

### IV. Cl.: Trichonymphida.

Hartmann, Max (1910): Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Trichonymphiden (Trichonympha hertwigi n. sp.). Festschr. Hertwig Bd. 1 p. 349-396, 4 Taf., 3 figg. [Trichonymphida n. class.]

# V. Cl.: Telosporidia.

- Догель, В. А. [Dogel, W. А.] (1904): О нёкоторых Боргодов паразитирующих въ Chirodota pellucida. Труды Спб. Общ. Естеств. Проток. Засёл. Trav. Soc. Nat. St.-Pétersbourg C. R. T. 35 Livr. 1 p. 383—385. [Über einige auf Chirodota pellucida parasitierende Sporozoa. 2 nn. spp. in: Cystobia, Hyalosphaera.]
- Eccles, R. G. (1910): Natural selection and our viscera. Med. Rec. N. Y. Vol. 77 p. 993—1001.
- Minchin, E. A. cf. sub Allgemeines.

Ŀ

Ç,

;1

.

ļ.

遊出

ď,

į,

ī

#### I. Ordo: Gregarinida.

- Beauchamp, Paul de (1910): Sur une Grégarine nouvelle du genre Porospora. C. R. Acad. Sc. Paris T. 151 p. 997—999, 1 fig. [P. légeri n. sp.]
- Boldt, Martin (1910): Zwei neue Grearinenarten aus Octalasium complanatum Ant. Dugès. Zool. Anz. Bd. 36 p. 289—293, 4 figg. [2 nn. spp. in: Rhabdocystis n. g. Monocystis.]
- (1910): In den Samenblasen der ostpreußischen Regenwürmer parasitierende Monocystideen. Schrift. phys.-ökon. Ges. Königsberg Jahrg. 51 p. 55—66, 1 fig. [Monocystis arcuata n. sp.]
- Duboscq, O. cf. infra Léger, L.
- Fermi, Claudio cf. sub Allgemeines.



- Flu, P. C. cf. sub Allgemeines.
- Léger, L. et O. Duboscq (1911): Deux Grégarines de Crustacés. Porospora portunidarum Frenz. et Cephaloidophora maculata n. sp. Arch. Zool. expér. (5) T. 6 Notes et Rev. p. LIX—LXX, 6 figg. [Cephaloidophora maculata n. sp.]
- Robinson, Magaret (1910): On the Reproduction of Kalpidorhynchus arenicolae (Cnghm.). Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. 54 p. 565—576, 1 pl.
- Swarczewsky, B. (1910): Beobachtungen über Lankesteria sp., eine in Turbellarien des Baikalsees lebende Gregarine. Festschr. Hertwig Bd. 1 p. 635—674, 4 Taf.

#### II. Ordo: Coccidiida.

- Chagas, Carlos (1910): Estudos de citolojia em nova especie de coccidio, "Adelea hartmanni", do intestino do Dysdercus ruficollis L. Cytologische Studien über "Adelea hartmanni", ein neues Coccidium aus dem Darme von Dysdercus ruficollis L. Mem. Inst. Oswaldo Cruz Rio de Janeiro T. 2 p. 168—185, 5 Est. [n. sp.]
- Cole, Leon J., Philip B. Hadley and William F. Kirkpatrick (1910): Blackhead in Turkeys: A Study in Avian Coccidiosis. Bull. agric. Exper. Stat. Rhode Island State Coll. No. 141 p. 137—271, 11 pls.
- Fantham, H. B. and H. Hammond Smith (1911): On a Possible Cause of Pneumo-enteritis in the Red Grouse (Lagopus scoticus). Proc. zool. Soc. London 1911 p. 46—47. [Eimeria avium.]
- Fermi, Claudio cf. sub Allgemeines.
- Hadley, Philip B. (1910): Studies in Avian Coccidiosis. III. Coccidiosis in the English Sparrow and other Wild Birds. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 56 p. 522—523.
- cf. supra Cole, Leon J.
- Hadley, Philip B and Elizabeth E. Amison cf. sub Flagellata.
- Henry, E. (1909): Pullulation calamiteuse du Lapin en Allemagne. Bull. Soc. Sc. Nancy (3) T. 10 p. 195—210. [Parasites.]
- Hesse, Ed. (1911): Sur le genre Adelea, à propos d'une nouvelle Coccidie des Oligochètes. Arch. Zool. expér. (5) T. 7 Notes et Rev. p. XV—XX, 2 figg. [Adelina octospora n. g. et sp.]
- Johnston, T. Harvey cf. sub Allgemeines.
- Kirkpatrick, William F. cf. supra Cole, Leon J.
- Laveran, A. (1909): Au sujet des hémogrégarines de Tupinambis teguixin L.
  C. R. Soc. Biol. Paris T. 67 p. 9-10.
- Laveran, A. et Pettit (1910): Sur une hémogrégarine nouvelle de Damonia subtrijuga Schlegel. C. R. Acad. Sc. Paris T. 151 p. 1017—1019. [H. pellegrini n. sp.]
- (1911): Sur une Hémogrégarine de la Vipère à cornes. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 95—96. [H. seurati n. sp.]
- Reichenow, Eduard (1910): Haemogregarina stepanowi. Die Entwicklungsgeschichte einer Hämogregarine. Arch. Protistenkde. Bd. 20 p. 251—350, 4 Taf., 8 figg.
- Roberston, Muriel (1910): Studies on Ceylon Haematozoa. No. II. Notes on the Life-Cycle of Haemogregarina nicoriae Cast. and Willey. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. 55 p. 741—762, 10 pls., 1 fig.

- Sambon, Louis W. (1909): Haemogregarines and "Parasitology". Journ. trop. Med. Hyg. London Vol. 12 p. 111—115.
- Schellack, C. u. E. Reichenow (1910): Neue Beiträge zur Kenntnis der Lithobius-Coccidien. Zool. Anz. Bd. 36 p. 380—383.
- Smith, H. Hammond cf. supra Fantham, H. B.
- Thiroux A. (1910): Une hémogrégarine de Crocodilus niloticus. C. R. Soc. Biol. Paris T. 69 p. 577—578. [Haemogregarina pettiti n. sp.]

### VI. Cl.: Infusoria.

#### I. Subcl.: Ciliata

(incl. Opalinidae).

Baumann, Franz cf. sub Allgemeines.

Bel, George S. and M. Couret (1910): Balantidium coli Infection in Man. Journ. infect. Diseases Vol. 7 p. 609—624, 4 pls.

Bordas, L. (1906): Moyens de defense et d'attaque de quelques Infusoires. Naturaliste Paris Ann. 28 p. 161—162, 2 figg.

Bougon (1904): Le Coleps hérissé. Naturaliste Paris Ann. 26 p. 239.

Brandt, Karl (1910): Tintinnodea. Cons. perman. intern. Explor. Mer Mull. trim. Res. Crois périod. p. 3—19, 4 figg.

Brumpt, E. (1909): Démonstration du rôle pathogène du Balantidium coli. Enkystement et conjugaison de cet Infusoire. C. R. Soc. Biol. Paris T. 67 p. 103—105.

Bujor, Paul cf. sub Allgemeines.

Bunzel, Herbert Horace cf. infra Woodruff, Lorande Loss.

Buschkiel, Alfred I. (1910): Beiträge zur Kenntnis des Ichthyophthirius multifiliis Fouquet. Arch. Protistenkde. Bd. 21 p. 61—102, 2 Taf., 1 fig.

Calkins, Gary N. (1911): Regeneration and cell division in Uronychia. Journ. exper. Zool. Vol. 10 p. 95—116, 15 figg.

— (1911): Cell Division and Cell Regeneration. I. Uronychia transfuga. Proc. Soc. exper. Biol. Med. N. Y. Vol. 8 p. 51—53. [Regenerative power at different age periods after division.]

Carpenter, George H. and others.

Cole, Leon J. (1907): Light Reactions in Lower Organisms. I. Stentor coeruleus. II. Volvox. Journ. Philos. Psychol. scient. Methods Vol. 4 p. 718—719.

Colombo, Carlo (1904): L'azione biologica e terapeutica dei campi magnetici variabili. Gazz. med. ital. Anno 55 p. 471—472. [Infusori. Resultati negativi.]

Couret, M. cf. supra Bel, George S.

Daday, E. von cf. sub Allgemeines.

Dehorne, Armand (1911): La non-copulation du noyau échangé et du noyau stationnaire et la disparition de ce dernier dans la conjugaison de Paramecium caudatum. C. R. Acad. Sc. Paris T. 152 p. 922—925.

De Marchi, Marco cf. sub Allgemeines.

Dobell, C. Clifford cf. sub Allgemeines.

Dons, Karl (1910): Zoologiske notiser I. Bemerkninger om forveksling av Folliculina med Filellum. Tromsø Mus. Aarsh. 31/32 p. 189-194, 1 pl.



Edmondson, C. H. cf. sub Allgemeines.

Entz, Géza jun. cf. sub Allgemeines.

- (1905): Az édesvízi Tintinnidák. Állatt. Közlem. Köt. 4 p. 198—218, 4 Tábl. Über Süßwasser-Tintinniden p. 246.
- (1908): A Nyctotherus piscicola szervezeti viszonyairól. Állatt. Közlem. Köt. 7 p. 215—226, 1 Tábl., 6 figg. — Die Organisationsverhältnisse von Nyctotherus piscicola p. 236—237.
- Fauré-Fremiet, E. (1909): Sur un cas de symbiose présenté par un Infusoire cilié. C. R. Soc. Biol. Paris T. 67 p. 113—114. [Présence constante d'une spirille ectoparasite et d'un bacille endocommensal.]
- Fauré-Fremiet, E. (1910): La continuité des mitochondries à travers des générations cellulaires et le rôle de ces éléments. Anat. Anz. Bd. 36 p. 186—191, 3 figg.
- (1910): Sur deux infusoires planctoniques. Bull. Soc. zool. France T. 35 p. 226
   227, 2 figg. [Strombidium marinum n. sp.].
- (1910): La division de l'Urostyla grandis. Bull. scient. France Belgique (7)
   T. 44 p. 215-219, 5 figg.

Fermi, Claudio cf. sub Allgemeines.

France, R. H. cf. sub Allgemeines.

Fritzsche, R. (1910): Zur Physiologie von Loxophyllum meleagris. Arch. Hydrobiol. Planktonkde. Bd. 6 p. 99—105, 1 Taf. [Trichocystenfunktion: Befreiung eines Exemplares, das durch einen verschlungenen Colurus unter dem Deckglas festgeklemmt werden konnte; Reparation.]

Galli-Valerio, B. cf. sub Allgemeines.

Gerschler, Willy cf. sub Allgemeines.

Griffin, Lawrence Edmonds (1910): Euplotes worcesteri sp. nov.: I. Structure. Philippine Journ. Sc. D Vol. 5 p. 291-312, 3 pls., 13 figg. — II. Division p. 315-336, 5 pls.

Hargitt, George T. cf. infra Jennings, H. S.

Hofsten, N. von u. S. Bock cf. sub Allgemeines.

Honigmann, Hans cf. sub Allgemeines.

Jennings, H. S. (1910): What conditions induce conjugation in Paramaecium? Journ. exper. Zool. Vol. 9 p. 279-300, 4 figg.

 (1911): Computing correlation in cases where symmetrical tables are commonly used. Amer. Natural. Vol. 45 p. 123—128.

Jennings, H. S. and George T. Hargitt (1910): Characteristics of the diverse races of Paramecium. Journ. Morphol. Vol. 21 p. 495-561, 24 figg.

Kerstens, W. (1911): Ein Beitrag zur Bekämpfung des Ichthyophthirius. Wochenschr. Aquar.-Terrar.-Kde. Jahrg. 8 p. 199—200.

Khainsky, A. (1910): Zur Morphologie und Physiologie einiger Infusorien (Paramaecium caudatum) auf Grund einer neuen histologischen Methode. Arch. Protistenkde. Bd. 21 p. 1—60, 3 Taf., 2 figg.

Kolačev, A. (1910): Über den Bau des Flimmerapparates. Arch. mikr. Anat. Bd. 76 p. 349-372, 1 Taf., 2 figg.

Lauterborn, R. cf. sub Allgemeines.

Lendvai, János (1909): Új készülék az Infusoriumok rögzétéséhez és festéséhez. Allatt. Közlem. Köt. 8 p. 82-84, 1 fig. — Ein neuer Apparat zur Fixierung und Färbung von Infusorien p. 96.



- Lewin, K. R. (1911): Nuclear relations of Paramecium caudatum during the asexual period. (Preliminary Communication.) Proc. Cambridge philos. Soc. Vol. 16 p. 39—41, 6 figg.
- Lipska, Irène (1910): Recherches sur l'influence de l'inanition chez Paramecium caudatum. Rev. suisse Zool. T. 18 p. 591—646, 1 pl. C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève Ann. 27 p. 15—17.
- Marsson, M. cf. sub Allgemeines.
- Martini (1910): Über einen bei amöbenruhrähnlichen Dysenterien vorkommenden Ciliaten. Zeitschr. Hyg. Infektionskrankh. Bd. 67 p. 387—390, 1 Taf., 1 fig. [U. caudatum n. sp.]
- Mast, S. O. (1910): Abnormal Individuals of Didinium nasutum and their Bearing on the Question of Natural Selection. (Amer. Soc. Zool.) Science N. S. Vol.
- Mayer, Alfred Goldsborough (1910): The converse relation between ciliary and neuro-muscular movements. Publ. Carnegie Inst. Washington No. 132 p. 1—25, 8 figg. [Effect of cations of Na, Mg, K, Ca upon neuromuscular and ciliary movement; Na most potent inhibitor of ciliary movement; most powerful neuromuscular stimulant; Mg of just opposite effect.]
- Merkle, H. (1910): Das Plankton der deutschen Ostseefahrt Juli-August 1907. Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Kiel N. F. Bd. 11 p. 321-346, 4 figg.
- Метальниковъ, С. И. [Metalnikow, S. J.] (1904): О внугриклъточномъ пищеварении. Труды Спб. Общ. Естеств. Проток. Засъд. Trav. Soc. Nat. St.-Pétersbourg T. 35 Livr. 1 p. 8. [Über intracelluläre Verdauung.]
- Minchin, E. A. cf. sub Allgemeines.
- Mitchell, Claude cf. infra Powers, J. H.
- Nansen, Fridtjof (1906): Protozoa on the Ice-floes of the North Polar Sea. Norweg. north polar Exped. scient. Res. No. 16, 22 pp., 8 pls., 2 figg.
- Ostenfeld, C. H. et C. Wesenberg-Lund cf. sub Allgemeines.
- Popoff, Methodi (1909): Experimentelle Zellstudien. II. Über die Zellgröße, ihre Fixierung und Vererbung. Arch. Zellforsch. Bd. 3 p. 124—179, 2 Taf., 10 figg. Nachtrag von M. Popoff und H. Rautmann p. 180. III. Über einige Ursachen der physiologischen Depression der Zelle. Bd. 4 p. 1—43, 2 Taf. [Versuche an Stylonychia und Paramaecium mit Kohlensäure, Ammoniak, Harnstoff, Traubenzucker und verschiedenen Salzen.]
- Powers, J. H., and Claude Mitchell (1910): A New Species of Paramecium (P. multimicronucleata) experimentally determined. Biol. Bull. Vol. 19 p. 324-332, 1 pl.
- Prowazek, S. von cf. sub Allgemeines.
- Raff, Janet W. cf. sub Allgemeines.
- Rautmann, Herm. (1909): Der Einfluß der Temperatur auf das Größenverhältnis des Protoplasmakörpers zum Kern. Experimentelle Untersuchungen an Paramaecium caudatum. Arch. Zellforsch. Bd. 3 p. 44—80, 18 Tab. 1 Kurve, 1 Fig. Berichtigung p. 334.
- Schneider, Guido (1909): Iktyologiska iakttagelser gjorda under sommaren 1908 vid Aneboda fiskeriförsöksstation. Skrift. Sverig. Fiskerifören. No. 4 p. 1—18.
- Schurig, Walter cf. sub Allgemeines.
- Швейеръ, А. В. [Schweijer A.] (1904): О строеніи и размноженіи Tintinnoidea, Предварительное сообщеніе. Труды Спб. Общ. Естеств. Проток. Засёд.
   Trav. Soc. Nat. St.-Pétersbourg C. R. T. 35 Livr. 1 p. 158—160. —

Über den Bau und die Vermehrung der Tintinnoidea (inf. cil.) (Vorläufige Mitteilung). p. 164—165.

Stiasny, Gustav cf. sub Allgemeines.

Strasburger (1910): Demonstration eines Kranken mit Balantidium coli. (Niederrh. Ges. Nat.-Heilkde. Bonn.) Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 36 p. 2364.

- Ullmann, K. (1910): Meine Erfahrungen mit Ichthyophthirius. Wochenschr.

  Aquar.-Terrar.-Kunde. Jahrg. 7 p. 292. Von Hrch. Lehnert p. 337.

   Die Bekämpfung der Ichthyophthiriusseuche von Louis Schulze p. 391—392, 1 fig.
- Ward, Henry B. cf. sub Allgemeines.
- Woodruff, Lorande Loss (1910): On the power of Reproduction without Conjugation in Paramecium. Proc. Soc. exper. Biol. Med. N. Y. Vol. 7 p. 144.
  [P. does not necessarily undergo cyclical changes in general vitality.]
- (1911): Two Thousand Generations of Paramaecium. Arch. Protistenkde. Bd. 21 p. 263—266, 3 pls. [Unlimited reproduction by division when subjected to suitable culture conditions.]
- Woodruff, Lorande Loss and Herbert Horace Bunzel (1909): The Relative Toxicity of Various Salts and Acids toward Paramecium. Amer. Journ. Physiol. Vol. 25 p. 190—194.

Woronkow, N. W. cf. sub Allgemeines.

Zschokke, F. cf. sub Allgemeines.

#### II. Subkl.: Suctoria.

- Collin, B. (1907): Note préliminaire sur quelques Acinétiens. Arch. Zool. expér. (4) T. 7 Notes et Rev. p. XCIII—CIII, 3 figg. (Hypocoma acinetarum n. sp.]
- Filipjev, J. (1910): Zur Organisation von Tocophrya quadripartita Cl.-L. Arch. Protistenkde. Bd. 21 p. 117-142, 1 Taf., 1 fig.
- Hickson, Sydney J. and J. T. Wadsworth (1909): On the Structure of Dendrosoma radians. Rep. 78th Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. p. 744.

Honigmann, Hans cf. sub Allgemeines.

Wadsworth, J. T. cf. supra Hickson, Sydney J.

# Anhang.

# I. Spirochaetae.

(Fraglich, ob zu den Flagellaten oder Bakterien gehörig. Hierbei die Literatur über die Spirochäten bei Recurrens, Tick-Fever, Angina Vincenti, Syphilis usw.)

- Ashford (1908): Puerto Rico as a Field for Research in Tropical Medicine. (Amer. Soc. tropic. Med.) N. Y. med. Journ. Vol. 87 p. 759—760. [Treponema.]
- Balfour, Andrew (1910): Note regarding the new Buffalo Spirochaete. Parasitology Vol. 3 p. 319-320. Remarks on the foregoing note by Dr. Andrew Balfour, by George H. F. Nuttall. p. 321.
- Blanchard, R. (1907): Une Spirochétose humaine en Colombie. Bull. Acad. Méd. Paris (3) T. 57 p. 511—515.
- Bosanquet, W. Cecil (1911): Brief Notes on the Structure and Development of Spirochaeta anodontae Keysselitz. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. 56 p. 387-393, 1 pl.

- Brumpt, E. (1909): Existence d'une spirochétose des Poules à Spirochaeta gallinarum dans le pays Somali. C. R. Soc. Biol. Paris T. 67 p. 174—176.
- Calkins, Gary N. (1907): A Spirochete in Mouse Cancer, Spirochaeta microgyrata (Löwenthal) var. gaylordi. Journ. infect. Diseases Vol. 4 p. 171—174, 3 figg.
- Dobell, C. Clifford cf. sub Allgemeines.
- Doflein, F. (1910): Probleme der Protistenkunde. II. Die Natur der Spirochäten. Jena, Gust. Fischer, 1910, 36 pp., 17 figg. [Keine echten Protozoen; schließen sich an Bakterien und Cyanophyceen.]
- Doutrelepont (1910): Über den Nachweis der Spirochaete pallida mittels des Burri'schen Tuscheverfahrens. Sitz.-Ber. nat. Ver. preuß. Rheinl. u. Westfalen 1909 B p. 38—39.
- (1910): Nachweis 'der Spirochaete pallida mittelst des Burri'schen Tuscheverfahrens. (Niederrh. Ges. Nat. Heilkde. Bonn.) Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 36 p. 438.
- Dupérié, R. cf. infra Sabrazès, J.
- Dutton, J. Everett and John L. Todd (1908): A Note on the Morphology of Spirochaeta duttoni. Trans. Soc. trop. Med. Hyg. Vol. 1 p. 52-59.
- Fernández Martinez, Fidel (1910): Contribución al estudio del "Treponema pallida" Sch. Hoff. Bol. Soc. españ. Hist. nat. T. 10 p. 265—269.
- Flournoy, Thomas cf. infra Norris, Charles.
- Ghoreyeb, Albert A. W. (1910): A new and quick method for staining Spirochetes (Treponemata) in smear preparations. Public. Mass. gen. Hospit. Vol. 3 p. 367—369, 3 figg.
- Gaylord, Harvey R. (1907): A Spirochaete in Primary and Transplanted Carcinoma of the Breast in Mice. Journ. infect. Diseases Vol. 4 p. 155—170, 1 pl. [Undistinguishable from Sp. microgyrata.]
- Gerber, P. (1910): Über Spirochäten in den oberen Luft- und Verdauungswegen. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 56 p. 508—521, 3 Taf.
- (1911): Über Spirochäten in den oberen Luftwegen. Verh. Ges. deutsch. Nat. Ärzte 82. Vers. Tl. 2 Hälfte 2 p. 349—350. Diskuss. 350.
- Gins, H. A. (1909): Zur Technik und Verwendbarkeit des Burri'schen Tuscheverfahrens. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 52 p. 620-625.
- Gross, J. (1910): Cristispira nov. gen. Ein Beitrag zur Spirochätenfrage. Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 20 p. 41—93, 1 Taf.
- Johnston, T. Harvey cf. sub Allgemeines.
- Jowett, Walter (1910): Note on the Occurrence of at the Cape. Agric. Journ. Cape Good Hope Vol. 37 p. 662-670, 1 pl., 2 figg.
- Klausner, E. (1911): Eine Sekundenfärbung der Spirochaeta pallida. Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 48 p. 169-170.
- Knapp, R. E. cf. infra Novy, Frederick G.
- Leger, M. cf. infra Mathis, C.
- Leishman, William B. (1910): Observations on the Mechanism of Infection in Tick Fever, and on the Hereditary Transmission of Spirochaeta duttoni in the Tick. Trans. Soc. trop. Med. Hyg. Vol. 3 p. 77—95, 1 pl. Discuss. p. 96—106. [Probably voided by Tick in secretion of Malpighian tubules.]
- Lenartowicz, J. T. u. K. Potrzobowski (1910): Eine einfache Methode der Darstellung der Spirochaete pallida. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 56 p. 186-191, 1 fig.

- Le Play, A. et A. Sézary (1911): Constatation du tréponème dans la néphrite syphilitique secondaire. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 622-623.
- Levaditi, C. et V. Stanesco (1909): Culture de deux Spirochètes de l'Homme. (Sp. gracilis et Sp. balanitidis.) C. R. Soc. Biol. Paris T. 67 p. 188-190.
- Mathis, C. et M. Leger (1911): Spirochète du Lapin. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 212-214.
- Nichols, Henry J. (1910): Experimental Yaws in the Monkey and Rabbit. Journ. exper. Med. Vol. 12 p. 616-622, 2 pls.
- Norris, Charles, Alwin M. Pappenheimer and Thomas Flournoy (1906): Study of a Spirochaete obtained from a Case of Relapsing Fever in Man, with Notes on Morphology, Animal Reactions, and Attempts at Cultivation. Journ. infect. Diseases Vol. 3 p. 266—290, 1 pl.
- Novy, Frederick G. and R. E. Knapp (1906): Studies on Spirillum obermeieri and Related Organisms. Journ. infect. Diseases Vol. 3 p. 291—393, 7 pls. [Sp. duttoni and glossinae nn.]
- Pappenheimer, Alwin M. cf. supra Norris, Charles.
- Potrzobowski, K. cf. supra Lenartowicz, J. T.
- Repaci, G. (1911): Isolement et culture d'un Spirochète de la bouche. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 784-786.
- Sabrazès, J. et R. Dupérié (1909): Passage du Spirochète de Schaudinn dans le cytoplasme des fibres musculaires lisses, chez un hérédo-syphilitique; sa non-pénétration dans les cellules nerveuses. C. R. Soc Biol. Paris T. 66 p. 1101—1102, 1 fig.
- Schellack, C. (1909): Versuche zur Übertragung von Spirochaeta gallinarum und Spirochaeta Obermeieri. Arb. Gesundheitsamt Berlin Bd. 30 p. 351 —362. [Durch Zecken.]
- Schultz, Oscar T. (1909): The Numerical Relationship of Treponema pallidum to Certain Pathological Types of Congenital Lues. Journ. infect. Diseases Vol. 6 p. 17—37, 17 figg.
- Sézary, A. cf. supra Le Play, A.
- Stanesco, V. cf. supra Levaditi, C.
- Stimson, A. M. (1909): Notes on Stimson's Spirochaete found in the Kidney of a Yellow-Fever Case. Trans. Soc. trop. Med. Hyg. Vol. 3 p. 56—57. [Sp. interrogans n. sp.]
- Todd, John L. cf. supra Dutton, J. Everett.

### II.: Chlamydozoa.

- (Hierher Literatur über die fraglichen Erreger der Vaccine, Variola, Trachom, Molluscum contagiosum usw.)
- Herzog, Hans (1910): Über die Natur des Trachomerregers. Weitere Mitteilungen zur Trachomgenese. Deutsche med. Wochenschr. Jahrg. 36 p. 1945—1948, 3 figg. [Chlamydozoentheorie unhaltbar. Die Zelleinschlüsse bei Trachom sind bakterieller Natur. Gonococcus.]
- Junius (1910): Untersuchungen zur Ätiologie des Trachoms. Zeitschr. Augenbeilkde. Bd. 24 p. 383-410, 5 Taf.
- (1911): Zur Ätiologie des Trachoms. Weitere Mitteilung. Zeitschr. Augenheilkde. Bd. 25 p. 129—141.

- Protozoen-Literatur (II. Chlamydozoa. III. Diverse. IV. Pseudo-Protozoen). 191
- Sachs-Müke (1910): Trachomkörperchen im trachomatösen Tränensack. Zentralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 56 p. 112—114, 1 Taf.
- Sattler, C. H. (1911): Was wissen wir über die Ätiologie des Trachoms? Med. Klinik Jahrg. 7 p. 577-579.
- Solomon, H. C. (1911): The Etiology of Trachoma. Trans. Amer. mikr. Soc. Vol. 30 p. 42-55, 1 pl.
- Zade, Martin (1910): Beitrag zur Kenntnis der Trachomkörperchen und ihres Vorkommens. Arch. Ophthalm. (v. Graefe) Bd. 77 p. 185—196.

### III. Diverse

- (andere Protozoen, die zurzeit im System nicht sicher untergebracht werden können).
- Chatton, [Ed.] (1910): Parasite de l'estomac du mouton. Bull. Soc. zool. France T. 35 p. 197—198. [Gastrocystis n. g. gilruthi n. sp.]
- Sieber, Hans (1911): Anaplasma marginale (Theiler). Dept. Agric. Union South Afric. Rep. Governm. veter. Bacteriol. 1909/10 p. 104-116, 6 pls.
- Theiler, A. (1910): Anaplasma marginale. A New Genus and Species of the Protozoa. Trans. R. Soc. South Africa Vol. 2 p. 60—72, 1 fig. Anaplasma marginale. Ann. Transvaal Mus. Vol. 2 p. 53—55 Anaplasma marginale (Gen. and spec. nov.). The marginal points in the blood of cattle suffering from a specific disease. Transvaal Dept. Agric. Rep. Governm. Veter. Bacteriologist 1908—09 p. 1—64, 1 pl., 5 figg.

#### IV. Pseudo-Protozoen?

- (Literatur über die fraglichen Erreger der Lyssa, Scharlach, Maul- und Klauenseuche, der perniziösen Geschwülste usw., soweit sie von den Autoren für Protozoen gehalten werden.)
- Awerinzew, S. (1910): Zur Frage über die Krebsgeschwülste. Zentralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 56 p. 506-508, 3 figg.
- Borrel, A. (1910): Parasitisme et Tumeurs. Ann. Inst. Pasteur T. 24 p. 778-788.
- Dudley, F. W., and E. R. Whitmore (1910): Hydrophobia in the Philippines. Philippine Journ. Sc. B. Vol. 5 p. 455—461, 1 pl. [Occurence of Negri bodies in brain tissue.]
- Ehrlich, R. (1909): Die physiologische Degeneration der Epithelzellen des Ascarisdarmes. Ein Beitrag zur Zellpathologie. Arch. Zellforsch. Bd. 3 p. 81—123, 3 Taf., 2 figg. [Vergleich der degenerativen Einschlüsse mit Cytoryctes variolae.]
- Harris, D. L. (1908): A Method for the Staining of Negri Bodies. Journ. infect. Diseases Vol. 5 p. 566-569, 1 pl., 6 figg.
- Küster, E. (1911): Über einen eigenartigen Fund von protozoenähnlichen Zelleinschlüssen im Harnsediment bei einem Fall von tuberkulöser Nephritis. Verh. Ges. deutsch. Nat. Ärzte 82. Vers. Tl. 2 Hälfte 2 p. 513—514.
- Lowden, May Murray cf. infra Williams, Anna Wessels.
- Mariani, Giuseppe (1911): Beitrag zur Ätiologie und Pathogenese des Molluscum contagiosum des Menschen und des Epithelioma contagiosum der Vögel. Arch. Protistenkde. Bd. 21 p. 213—221, 2 Taf.



- Rambaud, George Gibier (1911): Rabies, What Has Been Accomplished in Diagnosis and Treatment. N. Y. med. Journ. Vol. 93 p. 824-826.
- Siegel, J. (1910): Gelungene Kultur des Cytorrhyctes luis. Vorläufige Mitteilung. Zentralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 57 p. 68—81, 1 Taf., 1 fig. [Reinkultur aus Blut; Gruppe von Coccaceen; spezifischer Erreger.]
- Stimson, A. M. (1910): Facts and problems of rabies. Bull. hyg. Lab. Treas Dept. publ. Health mar. Hospit. Serv. Nr. 65, 85 pp., 4 pls. [Negri bodies specific for rabies.]
- Whitmore, E. R. cf. supra Dudley, F. W.
- Williams, Anna Wessels and May Murray Lowden (1906): The Etiology and Diagnosis of Hydrophobia. Journ. infect. Diseases Vol. 3 p. 452—483, 4 pls. [Negri bodies.]

H

Nachdruck verboten. Übersetzungsrecht vorbehalten.

### Referate.

Hartmann, M., Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. 54 S. mit 13 Abbild. Jena, G. Fischer, 1911.

In der vorliegenden Schrift — dem erweiterten Abdruck eines auf dem internationalen Zoologenkongreß in Graz gehaltenen Vortrages — gibt Hartmann eine zusammenfassende Darstellung vom Bau der Protistenkerne, wie er sich nach den Untersuchungen der letzten Jahre nach einheitlichen Gesichtspunkten auffassen läßt. Verf. geht bei seiner Betrachtung von den einfachsten Kernen der Limax-Amöben aus, die nur aus einem von einer Kernsaftzone umgebenen Caryosom bestehen, das stets ein Centriol enthält. Bei der Teilung derartiger Caryosomkerne lassen sich aber bereits zwei Komponenten unterscheiden, eine Äquatorialplatte ("idio-generative Komponente") und die achromatische Spindel mit den von chromatischen Polkappen umgebenen Centriolen an ihren Enden ("lokomotorisch-generative Komponente").

Diese einfachsten Kerne können nun nach verschiedener Richtung eine Weiterbildung erfahren: Zunächst kommt es zur Entstehung einer Kernmembran und - in Zusammenhang mit zyklischen Veränderungen des Caryosoms - eines Außenkerns, der zuerst nur vegetatives, späterhin auch generatives Material enthält. Das Caryosom kann dabei seine ursprüngliche Ausbildung behalten und bei der Teilung also nicht nur die lokomotorische, sondern auch die idio-generative Komponente in Gestalt einer selbständigen Äquatorialplatte aufweisen (derartige Kerne - z. B. bei Amoeba diplomitotica — können das Bild zweier ineinandergeschachtelter Kerne zeigen und sind daher auch zugunsten der prinzipiellen Doppelkernigkeit der Protisten angeführt worden, eine Auffassung, die aber wohl schon deswegen aufgegeben werden muß, weil selbst bei Amoeba diplomitotica dem Außenkern die lokomotorische Komponente vollständig fehlt, so daß er also nur eine weitere Ausbildung des idio-generativen Teils darstellt). Häufig geht jedoch der Entwicklung des Außenkerns eine Reduzierung des Caryosoms parallel, die im extremsten Fall zu Formen führt, die dauernd ein chromatinreiches Kerngerüst, aber kein Carvosom, sondern nur ein Centriol besitzen (das häufig nur bei der 13 Archiv für Protistenkunde. Bd. XXIII.

Digitized by Google

Teilung deutlich hervortritt). Es sind dies die sog. "massigen Kerne" mancher Amöben, Dinoflagellaten u. a. Ihre Entstehung aus "Caryosomkernen" ist für Amoeba testudinis ontogenetisch, für Dinoflagellaten durch vergleichende Untersuchung nachgewiesen.

In etwas anderer Weise ist der von HARTMANN als "Pseudocaryosom-kerne" bezeichnete Typ abzuleiten, die sich bei vielen Phytoflagellaten, Pilzen u. a. finden. Bei ihnen kann sich vom Caryosom das Centriol auf gewissen Stadien abschnüren (Myrobolus, Haemogregarina lutzi, Pilze) oder dauernd als "Nucleocentrosom" selbständig bleiben (Adelea zonula). Das Kernkörperchen behält in diesen Fällen nur noch den Wert eines Nucleolus, da allein das sich loslösende Teilungsorganell Kontinuität besitzt.

Caryosomkerne, Pseudocaryosome und massige Kerne sind die drei Haupttypen der ("einwertigen") gewöhnlichen Protistenkerne. Durch mannigfache Übergänge erscheinen sie miteinander verbunden, und manche Besonderheiten können sie im einzelnen aufweisen, allen aber kommt neben der idio-generativen auch eine "lokomotorische Komponente, wenn auch nur in Form eines Centriols" zu.

Neben den Protisten mit "einwertigem" Kerne gibt es nun andere mit physiologisch differenzierten und endlich solche mit mehrwertigen ("polyenergiden") Kernen. Beide Formen entstehen durch Zweiteilungsprozesse. Das klarste Beispiel physiologischer Doppelkernigkeit bilden (wenn man von dem bekannten andersartigen Kerndualismus der Infusorien absieht), die "Binucleaten". Bei ihnen kommt es auf einem bestimmten einkernigen Entwicklungsstadium durch heteropole Teilung dieses "Hauptkernes" zur Bildung eines sog. Blepharoplasten oder Kinetonucleus, der alle Eigenschaften eines zweiten Kernes besitzt, sich selbständig mitotisch teilt und in engen Beziehungen zum Geißelapparat steht. sprechend sind nach HARTMANN auch das Zentralkorn der Heliozoen (dessen Abschnürung vom Kern ja nachgewiesen ist), der Nebenkörper von Paramoeba, die Sphäre von Noctiluca und endlich das Centrosom der Metazoen aufzufassen. Das Centrosom könnte ja wohl auch als aus dem Kern (etwa nach Art der Huemogregarina lutzi s. o.) verlagertes Teilungszentrum entstanden gedacht werden, doch spricht vor allem die "Neubildung von Centrosomen" bei der künstlichen Parthenogenese dafür, daß auch hier eine richtige Teilung erfolgt und die eine Hälfte des "Zentrums" im Kern verblieben ist.

Polyenergid endlich wird ein gewöhnlicher "einwertiger" Kern dadurch, daß sich innerhalb des alten Kernraumes das Caryosom wiederholt teilt und so im scheinbar einheitlichen Kern die Anlagen zu zahlreichen Sekundärkernen bildet, die später multipel auseinandergehen. Ein derartiger Bau ist bereits bei verschiedenen Protozoengruppen (Radiolarien, Coccidien, Heliozoen u. a.) festgestellt und aus ihm erklären sich wohl in manchen Fällen (z. B. bei den Foraminiferen) die Angaben über "generative Chromidien". Besonderes Interesse verdient bei den "polyenergiden" Kernen noch der Umstand, daß sie sich unter dem Bilde einer vollständigen Mitose teilen können, obwohl es sich doch um einen ganz anderswertigen Vorgang als bei den "einwertigen" Kernen handelt.

Schließlich sind sie auch für die Beurteilung der Metazoenkerne von Bedeutung: Bei den Trichonymphiden hat nämlich HARTMANN Kerne ge-

funden, die in ihrer Struktur und ihrem Verhalten (Ausbildung eines Bukettstadiums, Chromosomenlängsteilung u. a.) durchaus an Metazoenkerne erinnern und dabei doch genetisch als "polyenergid" nachzuweisen sind. Die Metazoenkerne wären daher vielleicht ebenfalls polyenergider Natur, wobei jedes Chromosom einem einwertigen Kerne entspräche.

Während nun die "polyenergide" Natur der Metazoenkerne, wie HARTMANN selbst betont, noch recht hypothetisch erscheint und genauerer Prüfung bedarf, werden die vorstehend wiedergegebenen Anschauungen des Verf. über die Protistenkerne bereits durch eine Fülle von Beobachtungen gestützt. — Erheblich später als für die Metazoen- ist somit durch die Untersuchungen der letzten Jahre auch für die Protozoenkerne eine einheitliche Auffassung ihres Baues und ihrer Entwicklung und Vermehrung gewonnen. Aber die anfangs verwirrende Mannigfaltigkeit erlaubt es nun auch, nachdem einmal die gemeinsamen Grundzüge aufgedeckt sind, allgemein Wichtiges von Accidentiellem zu scheiden und somit die Grundlage für ein künftiges physiologisch vertieftes Verständnis zu geben.

V. Jollos, München.

Chatton, E., Essai sur la structure du noyau et la mitose chez les Amoebiens. Faits et théories. Arch. d. Zoolog. expérim. Série V t. 5 p. 267—337.

Verf. gibt eine übersichtliche Darstellung der bei verschiedenen Amöben beschriebenen Kernteilungsvorgänge, die sämtlich das Vorhandensein von "Centren" dartun oder doch erschließen lassen. Eine Aufzählung der bei anderen Protozoengruppen im Laufe der letzten Jahre festgestellten analogen Tatsachen spricht gleichfalls sehr zugunsten der besonders von Hartmann und seinen Schülern vertretenen Anschauung von der Ubiquität derartiger — meist im Caryosom eingeschlossener — Zentren (Centriole) bei den Protozoen. (Chatton selbst hat ein Centriol bei Amoeba mucicola nachweisen können und gibt in der vorliegenden Arbeit zwei klare Bilder von ihm und seiner Teilung bei Entamoeba ranarum.) —

Im Anschluß an diese Übersicht werden die Lehren vom "Chromatindualismus". vom Kerndualismus und vom Nucleolo-centrosom ausführlich besprochen. CHATTON wendet sich hierbei sowohl gegen die - bereits vor Jahren von HARTMANN und PROWAZEK zurückgewiesene - Auffassung von Goldschmidt und Popoff, wonach bei allen Protozoen Tropho- und Idiochromatin zu unterscheiden und das Carvosom als Trophochromatin anzusehen wäre, wie auch gegen die Kerndualismuslehre von HARTMANN und PROWAZEK, die das Caryosom für einen zweiten Kern erklärte. Dagegen stimmen seine Ausführungen mit der kurz vorher von HARTMANN selbst vorgenommenen Revision dieser seiner früheren Lehre im wesentlichen überein: Die Protozoenzelle besitzt danach ein zunächst im Caryosom enthaltenes Teilungszentrum (Centriol), das aber vom Caryosom abgespalten und in den Außenkern oder in das Plasma verlagert werden Das Zentralkorn der Heliozoen, der Nebenkörper von Paramöba, das Metazoencentriol usw. sind nach CHATTON nur derartige in das Plasma verlegte Teilungszentren und ebensowenig wie das Carvosom zweite Kerne. (Eine solche Abspaltung wäre auf zweierlei Weise möglich: entweder

durch Teilung des ursprünglichen Centriols, wobei also die eine Hälfte immer im Caryosom verbliebe und bei Bedarf das extranucleäre Centriol neubilden könnte oder durch vollständige Trennung des Teilungszentrums vom übrigen Caryosommaterial — das dann nur noch den Wert eines Nucleolus behält - wie es z. B. für Adelea zonula und Haemogregarina lutzi festgestellt worden ist.) Da nun sowohl HARTMANN (für alle genannten Beispiele) wie CHATTON (wenigstens für das Zentralkorn der Heliozoen) den erstgenannten Modus annehmen, da ferner HARTMANN mit Recht nur noch in den Fallen, in denen eine Teilung erfolgte, von einer Doppelkernigkeit spricht, so handelt es sich nur um die sekundäre Frage, ob die im Plasma verlagerte Teilungshälfte als sekundäres Centriol (CHATTON) oder ebenso wie der Kinetonucleus der Trypanosomen usw. als besonders spezialisierter zweiter Kern (HARTMANN) zu bezeichnen sind. Bau und Verhalten des Nebenkörpers von Paramoeba wie des Zentralkorns etwa von Wagnerella scheinen freilich für die HARTMANN'sche Auffassung zu sprechen. Am unsichersten ist wohl noch die Beurteilung des "Centrosoms". CHATTON äußert sich hierüber nur wenig, nimmt in diesem Falle also vielleicht sogar eine Entstehung nach dem zweiten Modus V. Jollos, München. (s. o.) an.

Hartmann, M. und Chagas, C., Über die Kernteilung von Amocha hyalina Dang. Memorias do Instituto Oswaldo Cruz T. 2 p. 159—167.

Die Angaben Dangeard's über die Kernteilung von Amoeba hyalina konnten von den Verst. in mancher Hinsicht ergänzt oder berichtigt werden. Die Teilung erfolgt auf mitotische Weise, wobei die gesamte Spindelfigur aus Caryosommaterial gebildet wird. Das beim Ruhekern zu beobachtende Außenchromatin wird beim Ausbau der (acht) Chromosome nicht verwandt, besitzt also keinen generativen Wert. "Polkappen" sind nicht vorhanden, so daß die "lokomotorische Kernkomponente" schon ganz auf die Spindelfasern und die Centriole reduziert erscheint. Denn Centriole und Centrodesmose konnten — und dies ist das wichtigste Ergebnis der vorliegenden Arbeit — auch bei Amoeba hyalina auf verschiedenen Stadien recht klar nachgewiesen werden, ein Nachweis, der um so bedeutsamer ist, als gerade für diese Art das Vorhandensein von "Zentren" von Dangeard bestritten worden war.

Danach liegt der "Gedanke nahe, daß auch in vielen anderen Fällen, speziell bei Pflanzen, die negativen Angaben über Centriole sich noch in positive umwandeln werden".

V. Jollos, München.

Chagas, C., Cytologische Studien über Adelca hartmanni, ein neues Coccidium aus dem Darme von Dysdercus ruficollis L. Memorias do Instituto Oswaldo Cruz T. 1 p. 168—185.

CHAGAS hat im Darme von Dysdercus rufwollis, einer zu den Pyrrhocoriden gehörigen Wanzenart, ein neues Coccidium gefunden und auf fast allen Entwicklungsstadien untersuchen können. Der ganze Entwicklungsgang wie das feinere cytologische Verhalten ähneln dem von Adelea ovata sehr: Nach einer Schizogonie, bei der zweierlei Merozoiten

Referate. 197

und Schizonten unterschieden werden (Macro- und Microschizogonie), kommt es zur Ausbildung von Gameten. Die weibliche Form macht eine regelrechte Reduktionsteilung durch und zu ihr begeben sich alsdann ein oder gewöhnlich mehrere Microgametocyten, deren jeder vier Microgameten entstehen läßt. Es kommt zur Befruchtung und daran anschließend zur Ausbildung von nur drei Sporoblasten mit je vier Sporozoiten.

Bei diesen Feststellungen ist besonders das Vorhandensein von Macround Microschizogonien von Interesse (wobei aber nicht klar ersehen werden
kann, ob es sich um die Vermehrung von vornherein verschiedener männlicher und weiblicher Formen oder um den Unterschied zwischen Schizogonie und Gametocytenbildung handelt). Die entsprechenden Angaben von
SIEDLECKI für Adelea ovata sind nämlich unlängst von SCHELLACK und
REICHENOW bestritten und SIEDLECKI's männliche Formen für Stadien
eines anderen Coccidiums (Barrouxia) erklärt worden. Es ist nun wohl
nicht allzu wahrscheinlich, daß auch die neue Adeleaart zusammen mit
einer anderen Coccidienform auftritt!

In cytologischer Hinsicht werden die Feststellungen des Ref. an Adelea ovata von Chagas in allen wichtigeren Punkten bestätigt: Auch bei Adelea hartmanni gibt es zwei Arten der Kernvermehrung (wiederholte Teilung und Bildung eines später zerfallenden "polyenergiden" Kerns), auch hier sind bei der Kerndurchschnürung Centriole deutlich zu beobachten, und endlich kommt es auch bei dieser Form zu einer richtigen Reifeteilung des Macrogametocyten, Angaben, die von Schellack und Reichenow auf Grund negativer Befunde in Zweifel gezogen worden waren.

V. Jollos, München.

Fantham, H. B. and Thomson, J. G., Enumerative Studies on Trypanosoma gambiense and Trypanosoma rhodesiense in Rats, Guinea-pigs, and Rabbits; Periodic Variations disclosed. (Preliminary Note.) Proc. Roy. Soc. London B. 83 1911 p. 206—211.

Tabellenförmige Übersicht über Vermehrung obiger Trypanosomen in Ratten, Meerschweinchen und Kaninchen mit Konstatierung periodischer Schwankungen. Vorläufige Mitteilung zur folgenden Arbeit von FANTHAM.

K. NÄGLER, Berlin.

Fantham, H. B. and Stephan, J. W. W., On the peculiar Morphology of a Trypanosome from a case of sleeping-sickness and the possibility of its being a new species (*Tr. rhodesiense*). Ann. Trop. Med. Parasit. Liverpool, IV, No. 3 1910 p. 343—350, pl. XXII.

Der Patient, von dem der untersuchte Fall stammt, war niemals in der Region der Glossina palpalis, in manchen Regionen der Gl. morsitans und wahrscheinlich in einer kleinen Region der Gl. fusca. Trypanosomenformen mit hinterem Kern, wie im vorliegenden Falle bei infizierten Ratten, sind bisher bei Schlafkrankheit noch nicht beschrieben worden. Entweder handelt es sich um eine Varietät von Tr. gambiense oder Lokalrasse oder wahrscheinlicher um eine neue Art. Siehe die ausführliche Arbeit von Fantham 1911. — Animal Reactions of Tr. rh. u. Tabelle. K. Nägler, Berlin.

Fantham, B. H., The Life-History of Trypanosoma gambiense and Trypanosoma rhodesiense as seen in Rats and Guinea-pigs. Proc. Roy. Sci. B. Vol. 83, 1911, p. 212—227, pl. 15.

### Zusammenfassung und Ergebnisse:

- 1. Es kommen Nicht-Flagellatenstadien von Trypanosomen, sowohl von Tr. gambiense (DUTTON) wie auch von Tr. rhodesiense (STEPHENS and FANTHAM) vor.
- 2. Diese Nicht-Flagellatenstadien ("latent bodies" von MOORE und BREINL) werden besonders gefunden in den Lungen, der Milz und im Knochenmark, während der Zeit einer Abnahme der Trypanosomen im peripheren Blute des Wirtes.
- 3. Sie sind im Bildungsprozeß begriffen zu oder nahe einer Zeit, wo die Trypnosomen sehr zahlreich im peripheren Blut sind. Die Bildung der "latent bodies" geht besonders in den Lungen vonstatten, und sie sammeln sich an in der Milz und im Knochenmark.
- 4. Bei der Bildung von Nicht-Flagellatenstadien werden ein gewisser Teil vom Cytoplasma und die Geißel rückgebildet. Der Nicht-Flagellatenkörper enthält den Hauptkern und Blepharoplast (Kinetonucleus) des Trypanosoms.
- 5. Nicht-Flagellatenstadien können wachsen und zu Flagellaten werden, wenn sie in frisches, warmes, uninfiziertes Blut gebracht werden.
- 6. "Latent bodies" an Tr. rhodesiense auf Ratten überimpft, werden zu Flagellaten und rufen Trypanosomiasis hervor.
- 7. Obige "latent bodies" sind mithin Post-Flagellatenstadien einer Generation von Trypanosomen und die Präflagellatenstadien der folgenden Generation.
- 8. Dies ist ein Lebenscyklus von Trypanosomen (Tr. gambiense und rhodesiense) in Wirbeltierwirten, vergleichbar mit dem von Chrithidia und Herpetomonas im Verdauungskanal verschiedener Invertebraten. Die latenten (relatively resistant) Stadien von Trypanosomen, die in Wirbeltieren vorkommen, sind zu trennen von weiteren Stadien des Parasiten, die in Invertebraten, z. B. Glossina, vorkommen können.
- 9. Bei der Behandlung einer Trypanosomiasis durch Arzneimittel muß besonders auf das eventuelle Vorhandensein der Nicht-Flagellatenstadien des Parasiten geachtet werden. Es muß ein Mittel gefunden werden, das die Bildung der "latent bodies" verhütet oder die bereits gebildeten rückbildet.

  K. Nägler, Berlin.

# Studien über parasitische Protozoen.

# VII. Über Sporenbildung bei Myxidium sp. aus der Gallenblase von Cottus scorpius.

Von

### S. Awerinzew,

Professor an der landwirtschaftlichen Hochschule für Frauen zu St. Petersburg.

(Hierzu 7 Textfiguren.)

Das Material ist von mir vor ziemlich langer Zeit während meines Verbleibens auf der Biologischen Station zu Aleksandrowsk (Nördliches Eismeer) gesammelt worden; wegen Zeitmangels aber wurde die Verarbeitung desselben verzögert.

In der Gallenblase von Cottus scorpius aus dem Barentsmeer sind einige verschiedene Myxosporidien zu treffen. In der gegenwärtigen Notiz will ich nur das besprechen, was mir betreffend der Sporenbildung der dort vorkommenden Art Myxidium aufzuklären gelungen ist. Die Zeichnungen hierzu sind etwas schematisiert, da sie von mir während meiner Seefahrt auf dem R. P. D. "Prinzessin" im Atlantischen Ozean nach früheren Entwürfen angefertigt worden sind. Der Modus des Konservierens und der Anfertigung von Präparaten ist derselbe gewesen wie bei dem Material, an dem ich die Entwicklungsgeschichte von Ceratomyxa drepanopsettae studierte.

Ich will die Schilderung der Sporenbildung bei Myxidium sp. mit der Beschreibung der späteren Stadien anfangen, um dann zur Beschreibung der früheren Stadien überzugehen.

Ich habe öfters degenerierende Amöboide von Myxidium getroffen, aus denen die Sporen bereits ausgefallen waren. In solchen AmöArchiv für Protistenkunde. Bd. XXIII.

boiden sind, zwar nicht immer, drei Kerne zu sehen (Textfig. A), nebst den Kernen ist da noch ein leerer Raum zu beobachten, welchen früher die Spore ausfüllte und aus welchem sie bereits ausgefallen ist. Alle drei Kerne haben gewöhnlich einen unregelmäßigen zackigen Kontur; es tritt keine regelmäßige Struktur in ihnen auf; es ist als wäre das Chromatin zerflossen; weder Gerüstfäden noch Caryosom sind zu sehen — es ist klar, daß alle diese Kerne degenerierende Kerne sind; das ganze Amöboid ist dem Sterben nahe, oder vielleicht bereits gestorben. Die Frage ist — was stellen eigentlich diese drei Kerne vor? Der Vergleich mit anderen Stadien ermöglicht uns diese Frage zu lösen. Parallel derartigen dreikernigen Amöboiden treffen wir auch andere und zwar solche, in denen zwei leere

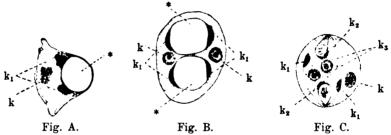


Fig. A. Degenerierendes Amöboid von Myxidium sp. \* leerer Raum, in dem früher die Spore sich befand. k vegetativer Kern des Amöboids. k<sub>1</sub> Kerne der Schalenzellen der Sporen.

Fig. B. Degenerierendes Amöboid von Myxidium sp. \* leere Räume, in denen die Sporen sich befanden. k vegetativer Kern. k<sub>1</sub> degenerierende Kerne der Schalenzellen der Spore.

Fig. C. Einkerniges Amöboid von Myxidium sp. mit vollständig fertiger Spore.
 k vegetativer Kern des Amöboids.
 k<sub>1</sub> Kerne der Sporenschale.
 k<sub>2</sub> Polkapselkerne.
 k<sub>3</sub> Kerne des Amöboids innerhalb der Spore.

Räume und sechs Kerne vorkommen. Dabei liegen gewöhnlich je zwei Kerne einander gegenüber an den Wänden eines jeden der beiden leeren Räume (Textfig. B).

In anderen Fällen habe ich außer denjenigen Amöboiden von Myxidium, in denen zwei, oder, was sehr selten ist, — drei Sporen waren, noch einkernige Amöboide dieses Myxosporids gefunden, in welchen eine fast vollständig gebildete Spore sich befand. In einer derartigen Spore konnte man einen protoplasmatischen Teil mit zwei Kernen, zwei Polkapseln mit den ihnen anliegenden Kernen und noch zwei einander gegenüber gelagerte Kerne unterscheiden. Letztere sind sicher Schalenkerne.

衛 在 於 以 於 以 於 於 衛 衛

n

1

١,

4

ij.

7

4

Also haben wir in den drei Kernen, die in den degenerierenden Amöboiden vorkommen, den eigentlichen vegetativen Kern des Amöboids und zwei den Schalenzellen der Spore angehörende Kerne vor uns.

Folglich wird die Sporenschale auch hier, wie ich es für Ceratomyxa drepanopsettae beschrieben habe und andere Autoren für viele andere Myxosporidien angegeben haben, von ebenso vielen Zellen (resp. Kernen) gebildet wie Schalenklappen in der Spore vorhanden sind. Jedoch hier, wie auch in anderen Fällen entstammen alle diese Kerne (resp. Zellen) aus einem gemeinsamen Kern.

Es ist hervorzuheben, daß in einigen Fällen Reste dieser Schalenkerne im Protoplasma des mütterlichen Amöboids zurückbleiben, in
anderen aber der Spore selber dicht anliegen und innerhalb der
letzteren zugrunde gehen. Wir sehen also, daß zweifache Amöboide
bei einer und derselben Myxosporidienart vorkommen — solche, in
denen nur eine Spore sich entwickelt, und solche, in denen zwei und
manchmal sogar drei Sporen gebildet werden. Das stimmt vollkommen mit dem überein, worauf ich früher betreffend der Sporenbildung von Ceratomyxa drepanopsettae gewiesen habe — nämlich auf das
Vorkommen von Myxosporidien, denen ein gemeinsamer Pansporoblast fehlt.

Der Einfachheit wegen wollen wir nun die Sporenbildung derjenigen Myxosporidien betrachten, in welchen nur eine Spore gebildet wird. Auf früheren Stadien, welche der Bildung der eigentlichen Spore vorangehen, bekommen wir ein Amöboid von Myxidium sp. zu sehen, welches einen vegetativen Kern besitzt; außer diesem treffen wir im Amöboid noch sechs Kerne, von denen vier einander genähert sind; sie sind in einem gemeinsamen kugel- oder ellipsoidförmigen Teil des Protoplasmas, welches verhältnismäßig stark Kernfarben einnimmt, gelagert, als wären sie eingeschlossen. Protoplasmabezirk ist gewöhnlich vom übrigen Körper des Amöboids durch einen kleinen Hohlraum abgegrenzt. Augenscheinlich erscheint der letztere im Moment der Fixierung. Eine vollkommene Getrenntheit des Plasmas des mütterlichen Amöboids und der werdenden Spore existiert jedoch bereits zu dieser Zeit, indem das Aufkommen des Hohlraums bei der Fixierung nur auf die verschiedene physikalische Struktur der beiden Plasmen hinweist. Außer diesen vier gut entwickelten Kernen sind im Sporenkeim fast immer noch zwei ziemlich große Chromatinkügelchen, welche sich intensiv und ganz gleichmäßig färben, zu finden (Textfig. D). Eine richtige helle Zone ist in den letzeren in einigen seltenen Fällen zu sehen und dann

sind diese chromatischen Einschlüsse nichts anderes als typische Bläschenkerne (Textfig. E), welche den "Caryosomkernen ohne Außenkern" die bei *Limax*-Amöben und anderen Formen vorkommen, ähnlich sind.

Innerhalb desjenigen Protoplasmateils, welcher, wie gesagt, vom mütterlichen Organismus abgesondert ist, haben wir vier Kerne, von denen zwei dem Amöboidkeim angehören, während die zwei anderen Polkapselkerne vorstellen. Gewöhnlich ist das eine Paar dieser Kerne größer als das andere, so daß schon aus ihrer Größe zu ersehen ist, daß wir verschiedene Kernpaare vor uns haben. Soviel ich auf Grund des Vergleichs der Kerngröße in Sporen verschiedener Reife urteilen kann, stellen die größeren Kerne Amöboidkeimkerne vor, während die zwei kleineren — Polkapselkerne sind. In allen diesen Kernen finden wir ein ziemlich kompaktes Caryosom und eine außercaryosomale Zone. In diesen beiden Regionen der Kerne ist das Chromatinquantum in verschiedenen Lebensmomenten der Zelle verschieden. Es findet immerfort ein Stoffwechsel zwischen



Fig. D u. E Amöboid von Myxidium sp. mit Sporenkeim. k vegetativer Kern. k<sub>1</sub> Kerne der Sporenschale. k<sub>2</sub> Kerne der Polkapseln. k<sub>3</sub> Kerne des Amöboids der Spore. r überflüssiges Chromatin (degenerierende Kerne).

den beiden Zonen einerseits und dem Kern und dem Protoplasma andererseits statt. In allen Kernen ist ein Centriol im Caryosom zu finden, worauf ich bereits in meiner Abhandlung über Ceratomyxa drepanopsettae hingewiesen habe. Bei der Kernteilung tritt das Centriol aus dem Caryosom heraus und ruft durch seine eigene Teilung die weitere Teilung des letzteren und des übrigen Teils des Kernes hervor.

Wenden wir uns noch früheren Stadien zu, so finden wir an den Stellen, wo auf späteren Stadien ein Sporenkeim mit vier Kernen sich befindet, einen solchen mit zwei Kernen; und auf noch früheren Stadien — mit einem einzigen Kern (Textfig. F).

Also ist bei diesem Myxosporid, in einigen Fällen wenigstens, die Bildung sowohl der beiden Kerne des Amöboidkeims selber, als auch der Polkapselkerne aus einem Kern zu konstatieren.

Es gibt aber Fälle, in denen man andere Bilder zu sehen bekommt, nämlich die, wenn Kerne des zukünftigen Amöboidkeims, der Polkapseln und der Sporenschale im Körper des mütterlichen Organismus zerstreut liegen. Also sehen wir hier eine, wenigstens äußerlich, bedeutende Ähnlichkeit mit dem, was ich beim Untersuchen der Sporenbildung bei Ceratomyxa drepanopsettae beobachtet habe; allein bei diesem letzteren Myxosporid sind einzelne Zellen (nicht Kerne!), welche den Sporenkeim darstellen, unvergleichlich schärfer ausgeprägt als bei dieser Art von Mysidium.

Der höher beschriebene Sporenbildungsmodus ermöglicht uns die Folgerichtigkeit bei der Bildung der Kerne, welche eine verschiedene Bestimmung haben, aufzuklären.

Zuweilen — sehr selten aber — fand ich auch Myxosporidien mit drei Kerne auf; dabei war um einem der Kerne herum eine vom übrigen Protoplasmen abgegrenzte Portion Protoplasma vorhanden, welche ziemlich stark von chromatischen Substanzen durchtränkt war (Textfig. G).

Ich denke, daß der eine dieser Kerne ein vegetativer Kern ist, und daß der andere der Sporenschalenzelle (welche sich später in

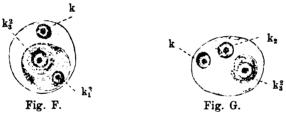


Fig. F. Amöboid von Myxidium sp. mit Sporenkeim (frühes Stadium). k vegetativer Kern. k<sup>2</sup><sub>1</sub> der einzige Kern der Schalenzellen. k<sup>2</sup><sub>3</sub> Kern, welcher später Kerne des Sporenamöboids und der Polkapseln liefern wird.

Fig. G. Amöboid von  $Myxidium\ sp.$  mit Sporenkeim. k vegetativer Kern des Myxosporids. k<sub>2</sub> Schalenkern. k<sub>3</sub> Kern des Sporenkeims.

zwei Zellen teilen wird) angehört und daß der dritte endlich, zusammen mit dem ihn umgebenden Protoplasma den eigentlichen Sporenkeim, d. h. den Keim des Amöboids mit der Polkapsel darstellt.

Zwar sind noch frühere Sporenbildungsstadien dieser Art in meinem Material aufzufinden, nur will ich die Beschreibung der jungen Stadien vorläufig beiseite lassen, da ich eine solche mit Sicherheit nicht geben kann, und den Weg der riskierten Vermutungen nicht einschlagen will. Die frühesten Stadien, die ich innerhalb der Gallenblase gefunden habe, besaßen zwei Kerne; einkernige Stadien, von einem oder zwei Exemplaren abgesehen, habe ich da nicht getroffen. In den Wänden der Gallenblase aber, fand ich einzellige Myxosporidien — augenscheinlich intercellulär gelagert, welche hier das Stadium der vegetativen Vermehrung durchmachen. Diese Tatsache ist bereits von mir in meiner früheren Arbeit (1908), welche in russischer Sprache erschienen ist, berichtet worden. Von mir ganz unabhängig ist von Auerbach dasselbe beobachtet und näher untersucht worden.

Von allem, was von mir am gegebenen Myxidium sp. beobachtet worden ist, scheint mir die Sporenkeimbildung am wichtigsten, d. h. die Bildung der beiden Amöboidkeimkerne und der Polkapselkerne der Sporen aus einer einzigen Zelle und die Abgesondertheit dieses Keimes von der Sporenschalenzelle, welche bedeutend später aus dem Plasma des mütterlichen Organismus entsteht und erst dann sich in zwei Zellen teilt.

In den Zellen der Sporenschale findet ebenso wie im Amöboidkeim und sogar in noch größeren Dimensionen eine starke Ausscheidung der chromatischen Substanz in das Protoplasma und später ein fast vollständiges Verschmelzen der Kernsubstanz mit der Plasmasubstanz statt.

Ich bin nicht ganz im klaren über die Details der Polkapselbildung, aber auch hier kommt, wie es bei Ceratomyxa drepanopsettae der Fall ist, zuerst eine Vacuole zum Vorschein, in der dann ein Faden sichtbar wird, welcher auf Kosten der Kernsubstanzen gebildet wird; später dreht sich der Faden in eine Spirale zusammen und der Kapselraum füllt sich mit einer stark quellbaren Substanz an.

Atlantischer Ozean R. P. D. "Prinzessin" April 1911.

Nachdruck verboten. Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Contributo alla conoscenza delle Monocistidee e dei loro fenomeni riproduttivi.

Pel

### Dr. Luigi Cognetti de Martiis, Aiuto al R. Museo di Anat. Comp. di Torino.

(Con la tavole 9 e 10.)

Introduzione													page 206
Tecnica													207
Rhynchocystis Hessei n. sp													207
Descrizione dei trofozoiti .													208
													208
Forma e dimensioni													
Ornatura dell'epicito .													209
Sarcocito o ectoplasma .													211
Miocito													
Entocito													212
Nucleo e cariosoma													212
Fenomeni riproduttivi													213
Diagnosi e distinzione dalle													215
Monocystis pareudrili n. sp													216
Descrizione dei trofozoiti .													217
Forma e dimensioni													217
Epicito, sarcocito, miocito													218
Entocito													218
													219
Nucleo e cariosoma													
Fenomeni riproduttivi													219
Incistamento seguito da	_		0										
Descrizione dei gameti .													<b>2</b> 28
Incistamento solitario .													232
Diagnosi e distinzione dalle	e 8	peci	e (	con	ge	ner	i						238

									page
Monocystis thamnodrili n. sp.									240
Descrizione dei trofozoiti .									240
Opere citate									242
Spiegazione delle tavole									244

#### Introduzione.

Lo studio di collezioni di Oligocheti nostrani ed esotici mi ha dato occasione più volte d'osservare i parassiti di questi interessanti animali, sia dissecando esemplari sotto la lente, sia esaminando preparati al microscopio.

È noto che i parassiti degli Oligocheti appartengono a gruppi assai disparati (Sporozoi, Ciliati, Platelminti, Gordiacei, Nematodi, Rotiferi, Ditteri), e la loro bibliografia è ormai molto ricca. Gli Sporozoi soprattutto vennero studiati con diligenza, particolarmente in questi ultimi anni. La monografia di Labbé (1899) e il trattato di Minchin (1903, p. 327) pongono sott'occhio elenchi degli Sporozoi trovati in varì organi o nella cavità celomica di Oligocheti, completando con nuovi dati le indicazioni riferite nella classica monografia di Bütschli (1889). Due recenti monografie, di Hesse (1909) e di Auerbach (1910), contengono elenchi rispettivamente delle Gregarine Monocistidee e dei Cnidosporidi parassiti degli Oligocheti.

Valendomi in special modo della monografia di Hesse, cortesemente donatami dallo stesso autore, potei condurre a termine lo studio di alcune Monocistidee rinvenute in Oligocheti esotici, riconoscendo in esse i tipi di tre nuove specie. Per due di queste potei seguire con sufficente chiarezza parte dei fenomeni riproduttivi; esse sono: Rhynchocystis Hessei n. sp. e Monocystis pareudrili n. sp., trovate in uno stesso esemplare di Pareudrilus pallidus Cogn., proveniente dal massiccio del M. Ruwenzori nell'Africa equatoriale, ove fu raccolto nell' estate del 1906 dalla spedizione scientifica condotta da S. A. R. Luigi Amedeo di Savoia Duca degli Abruzzi. Trovai una terza specie in un individuo di Rhinodrilus (Thamnodrilus) incertus Cogn., plossoscolecino proveniente da Tulcan nell' Ecuador, ove lo raccolse il Dr. Cav. Enrico Festa, assistente al R. Museo Zoologico di Torino.

<sup>1)</sup> Per la descrizione di questo interessantissimo eudrilino rimando ai miei lavori (1907 b, 1909, 1910 a, b).

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>) Vedasi la mia descrizione (1906).

Di quest'ultima Gregarina potei studiare soltanto i trofozoiti; 1) la distinguo col nome Monocystis thamnodrili n. sp.

#### Tecnica.

Tutto il materiale preso in esame era stato precedentemente fissato e conservato in alcool forte, a circa 90°, assieme ai rispettivi ospiti. Tale fissazione, sebbene non perfetta, 2) mi ha tuttovia permesso anche il riconoscimento di minute particolarità citologiche nelle due specie parassite del *Pareudrilus*, facendo uso, per colorare le sezioni, dell' ematossilina al cloralio seguita da eosina in soluzione acquosa, e del bleu di toluidina pure in soluzione acquosa.

# Rhynchocystis Hessei n. sp. 3)

Scoprii questa specie esaminando al microscopio la cavità del 13° segmento in una serie di sezioni di Pareudrilus pallidus Cogn.; in seguito trovai altri esemplari nella cavità dei segmenti vicini, cioè nell' 11°, 12°, 14°, 15°, 16° e 17°. Il pezzo sezionato comprendeva appunto questi segmenti. Nel 12° segmento si trova un paio di sacchi seminali comunicanti coll' 11°: il loro lume non comunica colla cavità di altri segmenti. Un esemplare libero in uno di detti sacchi è mescolato ai prodotti seminali in maturazione e agli spermî. Al 13° segmento sono posti gli ovarî, al 14° gli ovisacchi. Nello spessore della parete muscolare del canale di un ovisacco trovai un giovane trofozoite.

L'incistamento degl'individui di Rhynchocystis Hessei è accompagnato da un avvolgimento per opera di linfociti ameboidi o amebociti, che s'uniscono in sincizio, e possono, in virtù della loro viscosità far aderire le cisti ai dissepimenti, alla parete del corpo, e briglie connettivo-muscolari, o ad altri organi bagnati dal liquido celomico.

<sup>1)</sup> Secondo la terminologia proposta da Minchin (1903, p. 126).

<sup>2)</sup> Si tenga calcolo del fatto che l'alcool prima di giungere a contatto con i parassiti si dev'essere diluito mescolandosi col liquido celomico dell'ospite. Brasil (1905—1906 p. 70) critica appunto la fissazione con alcool a 70° usata da Cuénot (1901).

s) Dedico questa specie all'egregio Prof. Dr. Edmond Hesse della Faculté des Sciences dell'Università di Grenoble, e colgo occasione per ringraziare il direttore dell'Istituto zoologico di quell'Università, Prof. Louis Leger, dal quale ebbi, con grande cortesia, preziose indicazioni sulla bibliografia delle Gregarine.

<sup>4)</sup> Vedasi il mio lavoro (1910a).

### Descrizione dei trofozoiti. 1)

Forma e dimensioni. I trofozoiti liberi sono sempre provvisti di una tromba conica o subcilindrica, anteriore, che serve ad essi per attaccarsi ai varî organi dell'ospite (fig. 1—4 e 10). La base della tromba s'allarga bruscamente o dolcemente nel corpo che può essere subsferico o un po' oblungo. La forma oblunga è più frequente nei giovani (fig. 1): in questi la tromba appare, in proporzione alla massa totale del corpo, alquanto più grossa e più lunga che negli adulti. L'accrescimento dei trofozoiti si manifesta più intenso nel corpo, sicchè a sviluppo completo essi mostrano una tromba relativamente più piccola che nella condizione giovanile, e inoltre più distintamente conica (fig. 3, 4, 10). La sezione trasversa di un trofozoite, in qualunque sua parte, è ordinariamente circolare (fig. 5, 6, 8, 11); le deformazioni che s'osservano in qualche caso sono probabilmente da ascrivere a contrazioni abnormi sotto l'azione disidratante dell'alcool adoperato per uccidere e conservare l'ospite.

Dall' esame di 18 trofozoiti ho ricavato una serie di misure che riferisco nella tabella seguente, espresse in millesimi di millimetro, procedendo dagl' individui più giovani ai più adulti.

Trofozoite	Lunghezza totale	Lunghezza del corpo	Lunghezza della tromba	Diametro medio della tromba	Diametro massimo del corpo
A (fig. 2)	μ 26	μ 16	μ 10	μ 4.5	μ 15
В	28,5	19	9	4	12,5
C (fig. 1)	30	18,5	11,5	4,8	12
	_			5,25	22,5
D (fig. 5 e 6) E F	_	_	_	6	31,5
3	_	_	-	7,5	37
}	_	_	_	_	40
I		48	_	7	42
(2)	109	97	12	15	45
1	_	_	<u> </u>	8,3	48
X X	_	48	_	6	48
(fig. 4)	83	70	13	7,5 6	60
M (fig. 12)	86	72	12	6	60
N (fig. 8, 9, 11)	_	_	_	6,5	63
0		_	_	7,5	63
(fig. 3)	100	78	22		64
P (fig. 3) R (fig. 7, 10)			_	7,5	66
R (fig. 7, 10)	116	96	20	7,5	88

Dall'esame di queste misure si ricava agevolmente la dimostrazione di quanto ho detto sopra, cioè che i trofozoiti adulti possiedono

<sup>1)</sup> Cfr. Minchin (1903, p. 156).

<sup>2)</sup> Esemplare con corpo oblungo.

una tromba più piccola in rapporto alla mole complessiva del corpo che non i giovani. Invero nei tre piccoli trofozoiti A, B, e C il rapporto fra la lunghezza totale e la lunghezza della tromba è uguale rispettivamente a 2,6 a 3,16 e a 2,8; mentre nel trofozoite P (fig. 3), che nel preparato si presenta esattamente di profilo, tale rapporto è uguale a 4,5, nei trofozoiti M (fig. 12) e R (fig. 7 e 10) è uguale rispettivamente a 6,1 e 5,8; infine nel trofozoite I tale rapporto è alquanto maggiore, pari cioè a 8,08, e ciò in rapporto alla deformazione del corpo, che appare molto allungato.

In due individui liberi trovai la tromba flessa contro il corpo, uno di essi è riprodotto nella fig. 10. Ciò fa credere che l'animale, anzichè essere rigidulo nel suo complesso, mostri una certa arrendevolezza alle pressioni frammezzo gli organi dell' ospite o alle pressioni dovute alle correnti del liquido celomico, provocate da contrazioni del tubo somatico dell' ospite. Alle flessioni della tromba può concorrere una disuguale contrazione delle fibrille muscolari che la percorrono longitudinalmente.

Negli esemplari affatto liberi nella cavità del corpo dell'ospite l'apice della tromba appare tronco; in due esemplari attaccati a dissepimenti detto apice à terminato in un brevissimo cono di citoplasma jalino (fig. 3). Forse tale cono citoplasmatico corrisponde al "mucron" descritto da Hesse (1909, p. 127 e 143) per Rhynchocystis pilosa Cuénot e Rh. porrecta (A. Schmidt p. part.), ma ne differisce per le dimensioni.

Ornatura dell' epicito. Tutti i trofozoiti liberi, sia giovani che adulti, sono provvisti di rughe epicitarie più o meno distinte. Mancano affatto produzioni piliformi. L'evidenza maggiore o minore delle rughe dipende soprattutto dallo stato di contrazione dell' animale. Il loro numero aumenta proporzionalmente alla mole del corpo dai giovani agli adulti, e in un medesimo individuo le rughe sono meno numerose sulla tromba che sul corpo. Negli adulti le rughe epicitarie del corpo si possono distinguere quasi sempre in tre categorie di varia importanza (fig. 8 e 9), almeno in qualche parte del corpo medesimo, se non su tutta quanta la sua superfice, e ciò ancora in rapporto a diverso grado di contrazione. Sul corpo dei giovani e sulla tromba di tutti i trofozoiti liberi una tale distinzione non è possibile (fig. 5, 6, 11 e 12).

Le figure 8 e 9, ricavate da un esemplare adulto, mostrano chiaramente la diversa importanza delle rughe epicitarie e il loro ordinamento. Vi sono rughe massime, medie, e minime: le prime e le seconde sono, per un singolo individuo, in numero pressochè

uguale; le minime, qualora apparissero su tutta la periferia del corpo, sarebbeno regolarmente alternate con le singole rughe di categorie superiori. Chiamando con M le rughe massime, con m le medie, con m le minime, si avrebbe lungo la linea equatoriale del corpo questa successione: M m m M m m M m m M .... ecc. Ma non tutte le rughe sono ovunque visibili sul corpo. Le massime sono permanenti, così dicasi delle medie. Le rughe minime invece s'annullano in seguito a una grande distensione del corpo in senso trasversale: una cotale distensione attenua pure l'importanza delle rughe massime, rendendole pari alle medie. Questo è il caso che s'osserva nel trofozoite adulto riprodotto nella figura 7. Nella zona riprodotta nella figura 8 le rughe minime sono assenti in piccola parte. Si consideri ancora che le rughe di una stessa categoria possono apparire sollevate in misura un po'différente: ciò va ascritto in parte all'azione del liquido fissatore (alcool).

Seguendo il decorso delle rughe epicitarie dalla tromba al corpo si riconosce facilmente un aumento in numero: ogni ruga della tromba si divide una prima volta dicotomicamente poco oltre la tromba (fig. 10), raddoppiandosi così il numero complessivo. Nei trofozoiti giovani l'aumento in numero si limita su per giù a ciò (fig. 5 e 6). Negli adulti invece altre divisioni dicotomiche delle rughe si compiono sul corpo, più o meno lungi dalla tromba, onde risulta un maggiore moltiplicarsi delle rughe stesse. 1) Così nell' esemplare da cui ricavai le sezioni trasverse riprodotte nelle figure 8, 9, e 11 potei contare sulla tromba 16 rughe epicitarie, sul corpo circa 100 rughe. In questo stesso esemplare, che si presenta orientato in condizioni estremamente favorevoli, potei riconoscere che al polo opposto alla tromba le rughe minime scompaiono. Le rughe della tromba s' estendono fino al suo apice (fig. 4, 10 e 12).

In rapporto a contrazioni dell'animale le rughe epicitarie possono apparire svolte parallelamente a una linea leggermente spiralata (fig. 4).

Il moltiplicarsi delle rughe dalla tromba al corpo e la scomparsa di alcune di esse al polo posteriore del corpo provano che in *Rhynchocystis Hessei* "les stries d'ornement de l'épicyte" non presentano "une continuité parfaite, un parallelisme rigoureux" quali sono ricordati da A. Schneider (1875, p. 503) per le Gregarine degl' Invertebrati.



<sup>1)</sup> Nella figura 4 non ho tenuto conto della divisione dicotomica delle rughe: detta figura serva soltanto a dare un'idea dell'aspetto superficiale della Gregarina.

Il limite interno dell'epicito è irriconosibile: si ripete qui il caso riconoscinto da A. Schneider (1875, p. 503) "dans le plus grand nombre des Monocystidées". Però l'epicito può apparire sollevato in qualche regione del corpo in seguito ad azioni meccaniche, e mostrarsi allora come una sottile membranella di aspetto rigidulo, non ripiegata a mo' di lamina floscia.

Sarcocito o ectoplasma. Il sarcocito è intimamente saldato all' epicito: invero non mi fu possibile riconoscere una linea di delimitazione. E neppure potei riconoscere uno strato interposto, paragonabile a quello descritto da Schewiakoff (1894) per Clepsidrina col nome di "Gallertschicht". Già Brasil (1909, p. 117) trovo in una Doliocystis la parete del corpo costituita secondo uno schema un po' diverso da quello classico descritto appunto da Schewiakoff, e riferito nei varî trattati: in Doliocystis elongata (Mingazzini), parassita del tubo digerente di Lumbriconercis impatiens Claparède, l'epicito stratificato è a diretto contatto coll' ectoplasma. Secondo Hesse (1909, p. 207) la "Gallertschicht" sembra mancare "chez nos Monocystis", con la quale espressione questo autore intende forse indicare le Monocistidee da lui studiate negli Oligocheti; egli aggiunge: "nous n'avons trouvé quelque chose de comparable à cette production que chez de très rares individus de Monocystis agilis".

In tutti i trofozoiti il sarcocito appare alquanto più spesso sulla tromba e sulla prima metà del corpo che altrove; al polo opposto alla tromba è ridotto a uno strato sottilissimo (fig. 1, 2, 3). Uno sviluppo maggiore del sarcocito alla regione anteriore è appunto di regola nelle Gregarine. 1) Nel sarcocito della tromba sono talora riconoscibili alcune piccole vacuole (fig. 3).

Miocito. Questo strato è sottile, ma facilmente riconoscibile nella tromba e alla base di questa; in seguito si riduce alquanto e appare esilissimo nella regione opposta alla tromba, dove si confonde col sarcocito. Il miocito possiede dei mionemi longitudinali, numerosi e sottilissimi nel corpo dell'animale, scarsi ma più evidenti nella tromba. 2) In questa essi s'alternano quasi regolarmente con le rughe epicitarie, cui corrispondono per numero (fig. 11), ma non appaiono distinti l'uno dall' altro, bensì saldati assieme a formare

<sup>1)</sup> Cfr. Lühe (1904) p. 165, 166.

<sup>2)</sup> Anche in Rhynchocystis pilosa Cuénor la tromba è dotata di mionemi che si possono "mettre en évidence avec une certaine netteté", come risulta dalla descrizione particolareggiata e dalle figure di Hesse (1909, p. 131, e fig. 19 della tav. I); tuttavia in questa specie "sur tout le reste du corps, le myocyte n'est pas perceptible".

una sorta di tubo allargato in corrispondenza della base della tromba. Non potei riconoscere in nessuna regione dei mionemi trasversali, ma non escludo la loro presenza.

Facendo uso d'una doppia colorazione con ematossilina al cloralio ed eosina il miocito appare colorato in violaceo, il sarcocito in rosa leggermente violaceo.

Entocito. Nell' endoplasma o entocito dei trofozoiti giovani è riconoscibile un fittissimo intreccio di citomitoma scavato da molti piccoli alveoli irregolari (fig. 1 e 6). Tale intreccio è alquanto più lasso negl'individui adulti, ove appare colorato meno intensamente in rosa dall'eosina o in azzurro dal bleu di toluidina. L'effetto coagulante dell'alcool ha prodotto in alcuni degli esemplari studiati delle retrazioni abnormi nella massa citoplasmatica determinando la comparsa di aree chiare contro il sarcocito e contro il nucleo (fig. 3).

L'entocito dei trofozoiti con diametro trasverso del corpo non superiore a 15 o 20  $\mu$  non mostra speciali inclusioni; negl'individui di mole maggiore esso racchiude sempre, tra le maglie del citomitoma, buon numero di granuli di paramylon (Bütschli 1906). Tali granuli misurano al massimo  $\mu$  1,5 o  $\mu$  2, la loro forma è tondeggiante od ovoide, la struttura omogenea (fig. 3, 7, 9, 14). Essi appaiono distribuiti uniformemente nell'endoplasma. Sono prettamente eosinofili, l'ematossilina al cloralio non li colora. Usando come colorante il bleu di toluidina i granuli di paramylon si tingono in violaceo, spiccando nettamente sul citomitoma che rimane tinto in azzurro o in azzurro verdognolo.

Nucleo e cariosoma. Il nucleo è sferico o ovoide: le alterazioni nella forma osservate in qualche esemplare ritengo debbansi ascrivere a effetti coagulanti del liquido fissatore (alcool). La sua posizione è eccentrica nel corpo dell'animale, esso appare cioè spostato in direzione opposta alla tromba, senza però raggiungere mai lo strato mio-sarcocitico. Il rapporto fra il diametro del nucleo e il diametro trasversale del corpo sembra oscillare entro limiti abbastanza ampî: basti confrontare fra loro le figure 1, 2, 3, 6 e 7. Tuttavia occorre tenere il debito conto delle deformazioni del corpo.

La membrana acromatica del nucleo è sottile ma nettamente distinguibile. Il contenuto nucleare consta d'una sostanza subjalina, fluida o semifluida, poco o punto colorata dall' ematossilina. Nei trofozoiti giovani è riconoscibile uno scarso reticolo acromatico (fig. 1). Nella sostanza subjalina sta immerso un grosso cariosoma, provvisto di alcuni vacuoli talvolta ben evidenti negli esemplari maggiori (fig. 7). Il cariosoma si colora in violaceo cupo facendo uso della

ematossilina al cloralio seguita da eosina, oppure in azzurro intenso col bleu di toluidina. La sua forma è sferica. Riferisco nella tabella che segue i diametri del nucleo e rispettivo cariosoma pei singoli trofozoiti osservati.

Trofozoite	Nucleo	Cariosoma	Trofozoite	Nucleo	Cariosoma
A (fig. 2) B C (fig. 1) D (fig. 6) E F G H	μ 4,5 7,5 6 7,5 15 15 16,5 15	μ 2 3 3 4 5,2 6 6,5 6	J K L M N O P (fig. 3) Q R (fig. 7)	μ 18 15 18 15 20 20 22 16 22	μ 6,5 6,5 6,7 6,5 6,5 6,5 7

### Fenomeni riproduttivi.

I preparati di sezioni in serie che mi servirono per lo studio della nuova specie di *Rhynchocystis* contengono, altre ai trofozoiti sopra descritti, anche diverse cisti. Quattro di queste possono riferirsi con certezza alla specie in discorso: esse hanno forma tondeggiante, con diametri che oscillano fra 80 e 135  $\mu$ .

Ho ricordato sopra come ogni cisti appaia avviluppata da un sincizio di amebociti. 1) Aggiungo qui alcuni dati sul loro contenuto.

In tre cisti trovai rispettivamente una coppia d'individui, sporonti o gametociti, <sup>2</sup>) detti anche sizigiti, simili affatto fra di loro. Questi in una delle tre cisti mostrano ancora le strie epicitarie, ma soltanto alla superfice di reciproco contatto; in nessun caso potei riconoscere la tromba negl' individui incistati. Neppure potei rintracciare lungo la superfice di contatto dei sizigiti gli ammassi di citoplasma più denso ricordati e figurati da Brasil (1905 – 1906, p. 7, tav. 9 fig. 1, 2, 3, 24), e che "paraissent correspondre aux pôles antérieurs des deux Grégarines" associatesi forse in seguito a una prima unione mediante detti poli. <sup>3</sup>)

<sup>1)</sup> Per le caratteristiche delle varie forme di linfociti degli Oligocheti si consulti il lavoro di Rosa (1896). Per notizie sugli amebociti di *Pareudrilus pallidus* Cogn. rimando ai miei lavori (1910a, b). Vedasi anche più avanti la nota (3) a pag. 232.

<sup>2)</sup> Cfr. Minchin 1903, p. 156.

<sup>3)</sup> Per le figure citate di Brasil non è possibile precisare la specie cui vanno riferite. Tuttavia questo autore dice d'aver condotto i suoi studi su quattro

In ciascuno dei sizigiti sono ancora presenti i caratteristici granuli di paramylon compresi fra le maglie dell' entocito. La presenza di questi granuli mi ha appunto permesso di riconoscere agevolmente le cisti della specie in discorso. I nuclei dei sizigiti osservati sono ancora affatto simili a quelli dei trofozoiti più grossi.

Dall' esame di una quarta cisti potei trarre le prove assai chiare della coniugazione dei gameti a formare i zigoti o sporoblasti definitivi, 1) riuscendo pure a discernere l'esistenza in Rhynchocystis Hessei dell'anisogamia. Anche in questa cisti, riprodotta in sezione nella fig 13, sono riconoscibili molti granuli di paramylon (fig. 14). ultima traccia del residuo cistico (Restkörper, reliquat cystal, cystal residuum).2) Intimamente commisti a questi granuli sono moltissime piccole cellulette rotonde, con diametro di circa 5 u. Corrispondono esse ad altrettanti zigoti, che in molti casi lasciano scorgere nel loro interno un solo nucleo tondeggiante o poco allungato (fig. 14 e 15), spesso in media  $\mu$  1,5 a  $\mu$  2,2. Ma la maggioranza di tali cellulette, pur avendo il significato di zigoti, è dotata di due nuclei tondeggianti od ovoidi. Osservati attentamente questi appaiono, sempre o quasi, di dimensioni un po'diverse:3) l'uno di essi ha un diametro di circa 1 \mu, l'altro di circa \mu 0.8. La minima differenza di circa due decimi di  $\mu$  è però apprezzabile a forte ingrandimento (fig. 15). Ammesso dunque come molto probabile, per non dir certo, che i due nuclei corrispondano a quelli di due gameti coniugatisi, si può concludere a una differenza fra questi ultimi almeno nel volume del nucleo, e quindi a una anisogamia. Tutti i nuclei mostrano la cromatina addensata in piccole zolle contro la membrana. Il citoplasma della varie cellulette appare omogeneo.

I zigoti ancora binucleati della fig. 15 ricordano assai da vicino la fig. 21 di Си́кот (1901, tav. 19), la fig. 12 di Рвомадек (1902,



specie di Monocystis parassite di Lumbricus terrestris L., Müll.\*); due delle quali, M. pilosa Cuenot, ch'egli trovò molto frequente, e M. porrecta A. Schmidt, osservata poche volte, servirono più tardi a Hesse (1909) appunto per istituire il genere Rhynchocystis.

<sup>1)</sup> Cfr. Minchin 1903, p. 156.

<sup>2)</sup> In Monocystis agilis, secondo le osservazioni di Prowazeκ (1902, p. 302) i Paraglykogenkörper (= granuli di paramylon) si dissolvono nin dem inneren Plasmaraume der Sizygiten" già durante la gametogenesi.

<sup>3)</sup> Una disuguale posizione rispetto all'occhio dell'osservatore può far apparire uguali due nuclei ovoidi dotati in realtà di diverso volume.

<sup>\*)</sup> Vedasi la sinenimia di questa specie nella monografia di Michaelsen (1900 p. 511).

tav. 9), e la fig. 4 di Brasil (1905, tav. 2). Quest'ultimo autore (1905—1906, p. 91) ha appunto rilevato che il dimorfismo degli elementi sessuali in *Monocystis* era stato intraveduto da Cuénot e da Prowazek.

Non potei seguire oltre i fenomeni riproduttivi di Rhynchocystis Hessei per mancanza di dati sicuri e di materiale. Trovai bensi accanto a trofozoiti di questa specie delle sporocisti ottonucleate (fig. 16, 17, 18), libere o ancora comprese in una membrana cistica: esse hanno la forma di un fuso a punte acute o arrotondate, e misurano in lunghezza circa 13  $\mu$ , i loro nuclei subovoidi sono lunghi circa 2,5  $\mu$ . Ma non mi fu possibile distinguerle dalle analoghe sporocisti di un'altra monocistidea che infesta il medesimo ospite nella stessa regione del corpo, e che descrivo nelle pagine seguenti. Tale impossibilità di riconoscere le sporocisti di diverse specie in un medesimo ospite è ben nota a coloro che si sono dedicati allo studio delle Monocistidee.  $^1$ )

In Rhynchocystis Hessei non ho trovato fenomeni d'incistamento solitaria.

### Diagnosi e distinzione dalle specie congeneri.

La diagnosi di questa specie può essere così brevemente formulata:

Monocistidea di piccola mole, i cui trofozoiti misurano al massimo 116  $\mu$  in lunghezza e 88  $\mu$  in larghezza. Forma a pera per la presenza di una tromba anteriore permanente nella quale il miocito è più sviluppato che altrove. Tromba e corpo ornati di rughe epicitarie longitudinali: quelle del corpo assai più numerose e distinte in tre gradazioni distribuite con regolarità. Nucleo tondeggiante, spostato nella regione posteriore del corpo, e provvisto di un solo cariosoma. Fenomeni riproduttivi accompagnati da anisogamia caratterizzata almeno da diversa grandezza dei nuclei dei due gameti. Trofozoiti liberi nella cavità del corpo dell'ospite.

Ospite: Pareudrilus pallidus Cogn. del M. Ruwenzori.

Il genere Rhynchocystis fondato da Hesse (1909) è così definito da questo autore:

Digitized by Google

<sup>1)</sup> Cfr. Hesse (1909, p. 210).

"Corps ovoïde on cylindroide. Pôle antérieur muni d'un épimérite métabolique le plus souvent allongé en une trompe conique ou cylindro-conique. Sporocystes biconiques à pôles semblables non appendiculés."

Questa definizione si confà anche alla mia nuova specie, nella quale non potei tuttavia osservare i caratteri delle sporocisti. La tromba permanente rappresenta l'epimerite metabolico, dotato di scarso metabolismo mentre il trofozoite è libero.

Quanto alle differenze fra Rh. Hessei e le altre due specie componenti lo stesso genere esse vanno ricercate già nella forma e nelle dimensioni. Invero Rh. pilosa (Cuénot) e Rh. porrecta (Schmidt p. part.) hanno forma più allungata e lunghezza molto maggiore, come appare dalle descrizioni e dalle figure di Hesse (1909). Rh. pilosa porta un rivestimento di produzioni piliformi mancanti nelle altre due specie. Fra gli altri caratteri differenziali va ricordata la posizione del nucleo. Esso in Rh. pilosa "est toujours situé dans l'axe du corps, tout près du pôle antérieur, sauf dans les formes jeunes où sa situation est variable" (Hesse 1909, p. 135); in Rh. porrecta "il est toujours placé au voisinage de l'extrémité antérieure, que celle-ci soit renflée ou non", solo eccezionalmente può trovarsi "vers le milieu du corps" (Hesse 1909, p. 144). In Rh. Hessei invece il nucleo dei trofozoiti è sempre collocato nella regione posteriore del corpo.

Differenze di minore importanza sono formite dall'habitat e dalla sede nel corpo dell'ospite. La mia nuova specie abita la cavità celomica di un megascolicide eudrilino del genere *Pareudrilus*, ¹) ove allo stato di trofozoite è affatto libera, potendosi però attaccare colla punta della tromba ai dissepimenti o ad altre parti bagnate del liquido celomico: essa può trovarsi anche nei sacchi seminali. Le altre due specie sono invece parassiti di Lombricidi del genere *Lumbricus*, ²) di cui infestano, allo stato di trofozoiti, specialmente i sacchi saminali.

# Monocystis pareudrili n. sp.

Trovai trofozoiti e cisti di questa specie nei sacchi seminali del 12º segmento d'un esemplare adulto di Parendrilus pallidus Cogn. 3)



<sup>1)</sup> Proprio della regione africana equatoriale esclusivamente.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>) Proprio della regione europeo-siberiana, ma comprendente specie peregrine diffuse anche in altre regioni.

<sup>3)</sup> Vedasi la nota (1) a pag. 206.

proveniente del M. Ruwenzori, lo stesso esemplare in cui si presenta la specie sopra descritta. Trovai una cisti anche nel lume del 13º segmento.

I trofozoiti sono quasi sempre contenuti in amebociti singoli o associati in sincizio, che possono aderire alle briglie connettivo-muscolari dei sacchi seminali. Verosimilmente gli amebociti sono lo sede prescelta dagli sporozoiti che vi penetrerebbero attivamente o ne sarebbero catturati.¹) I linfociti vengono ad essere più o meno distesi in seguito all'accrescimento del parassita, formando attorno a questo un involucro citoplasmatico che può ridursi a estrema sottigliezza, riuscendo allora mal distinguibile (fig. 19, 20, linf.)²) Squarciandosi le cellule ospiti i parassiti vengono a trovarsi liberi nel lume del sacco seminale, accanto ai prodotti seminali; segue allora l'incistamento, che può essere solitario o in coppie. Anche le cisti di Monocystis pareudrili appaiono avvolte ciascuna in un sincizio di linfociti. L'incistamento in coppie conduce a una coniugazione anisogama.

#### Descrizione dei trofozoiti.

Forma e dimensioni. La forma del corpo dei trofozoiti è prevalentemente subsferica (fig. 19, 20, 21, 22). Talvolta appare alterata per effetto del liquido fissatore (alcool), e si manifesta ovoide. Non sono distinguibili una regione anteriore e una regione posteriore. L'individuo più piccolo che potei osservare è quello rappresentato



<sup>1)</sup> HESSE (1909) ha descritto due monocistidee di Oligocheti. Nematocustis vermicularis Hesse e Stomatophora diadema Hesse, i cui trofozoiti appaiono ricoperti dai linfociti (fagociti) dell'ospite. Schuberg e Kunze (1906) hanno descritto un Coccidio, Orcheobius herpobdellae Sch. e Ku., parassita nei testicoli di Herpobdella atomaria Carena, molto simile a Monocystis durante lo stadio di microgametocito e specialmente di macrogamete. I merociti dell'ultima generazione vengono catturati dai linfociti ameboidi della vescicole testicolari, i quali possono contenere nelle loro vacuole "nur einzelne Exemplare, oft aber auch mehrere, bis zu 8 und 10". Gli AA. hanno notato che "wenn ein oder zwei Merozoiten von einem Lymphocyten umschlossen werden, so macht es öfter den Eindruck, als ob die Parasiten geschädigt wären; wenigstens schien es bisweilen, als ob die Struktur ihres Kernes Veränderungen erlitten hätte. Aber nicht immer; und vor allem. wenn mehrere Parasiten in einem Lymphocyten zusammen vorkommen, ist dieser offenbar nicht imstande, sie zu überwältigen. In solchen Fällen wachsen die Parasiten in den Lymphocyten heran, so daß sie von ihnen schließlich nur noch wie von einer dünnen Hülle umgeben werden" (p. 236 e 248).

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>) Forse il trofozoite di fig. 19 è contenuto in un fagocito anzichè in un linfocito. Vedasi più innanzi, riguardo agli elementi liberi nel liquido celomico di Pareudrilus pallidus, la nota (3) a pag. 232.

in fig. 19; esso misura 20  $\mu$  in diametro. I trofozoiti più grossi, anche se liberi, non superano i 60  $\mu$  in diametro. 1)

Epicito, sarcorito, miocito. Questi tre strati non sono distinti l'uno dall'altro, ma saldati assieme a formare una parete estremamente sottile. Nei trofozoiti avvolti da linfociti, singolarmente o abbinati nelle cisti, non sono riconoscibili appendici di sorta. Ornature epicitarie mancano sempre. L'epicito può apparire sollevato in qualche punto, credo per effetto del liquido fissatore, come si osserva nel trofozoite libero riprodotto nella fig. 22. In questo si nota pure, in corrispondenza d'un sollevamento loboso del suo corpo, un ciuffo di pochi prolungamenti sottili, colorati in rosa dall'eosina, che potrebbero interpretarsi come produzioni piliformi. però notato che questo trofozoite libero è posto accanto a un ciuffo di spermî: seguendo il decorso di questi potei quasi stabilire la loro indipendenza dai prolongamenti suddetti, che rassomigliano molto a code di spermi, colorate anch'esse in rosa dall'eosina. Non mi fu dato d'osservare altri trofozoiti liberi, onde il carattere sopra citato merita conferma.

Entocito. L'entocito mostra, nei trofozoiti maggiori, il citomitoma disposto a formare ampie maglie irregolari (fig. 20 e 21). Nei trofozoiti giovani l'entocito ha l'aspetto più di una massa coagulata che di un reticolo (fig. 19). Nell'entocito dei trofozoiti adulti trovasi buon numero di piccoli granuli, intensamente colorati dall'ematossilina al cloralio, e sparsi senza ordine sul reticolo citoplasmatico, a preferenza nei punti nodali, dove il citomitoma è più addensato (fig. 20, 21).

Mancano affatto i granuli di paramylon, di forma ovale o arrotondata, quali s'incontrano frequentemente abbondanti nell'entocito delle Gregarine. L'assenza di questi granuli non credo debba ascriversi a un'azione solvente per opera dei liquidi usati nel trattare le sezioni, giacchè in *Rhynchocystis Hessei*, altra Monocistidea contenuta nel medesimo lombrico, i granuli di paramylon sono invece copiosi.

I piccoli granuli tinti dall'ematossilina sono molto più piccoli dei granuli di paramylon della specie suddetta, come si può riconoscere al confronto delle figure, ma ne differiscono ancora pel diverso comportamento con le sostanze coloranti adoperate, e per la differente situazione nell'entocito. Essi sono più abbondanti negl'individui incistati, e compaiono anche quando i fenomeni di sporulazione sono giù avanzati. In quest'ultimo caso si mostrano raccolti in

<sup>1)</sup> Cfr. anche lo specchietto a pag. 219.

gran numero attorno alla regione centrale delle masse citoplasmatiche, avendo diametro spesso maggiore e forma più varia. Cotesti piccoli granuli corrispondono forse a una parte delle granulazioni, pure colorate dall'ematossilina, trovate da Hesse (1909, p. 208) nell'entocito di varie monocistidee. Nel capitolo che segue è meglio stabilito il confronto.

Nucleo e cariosoma. Il nucleo è sferico o subtondeggiante. Nei trofozoiti non incistati esso mostra un solo cariosoma, immerso in un succo coagulato in piccoli grumi irregolari, tinto debolmente in rosa dall'eosina. Il cariosoma assorbe specialmente l'ematossilina, e appare di norma scavato da vacuole sferiche in vario numero (fig. 19, 20, 21, 22).

Il seguente specchietto contiene una serie di misure che ricavai dall'esame di nove trofozoiti non incistati. Il confronto dei vari diametri mostra che coll'ingrandire dei trofozoiti l'aumento del corpo, del nucleo, e del cariosoma non procede con la stessa intensità. Quando il primo è già giunto a triplicare il diametro, il secondo lo ha appena raddoppiato, e il terzo non lo ha neppure raddoppiato.

Trofozoite	Diametro massimo	Diametro del nucleo	Diametro del cariosoma
A (fig. 19)	μ 20	μ9	μ 3,7
B	25	8	3,7
C	27	10	5
D	35	13	3,7
E (fig. 21)	50	15	6
F (fig. 20)	52.3	15	6
G (fig. 22)	52,3 55	16	5
H	60	17	6
I	60	18	6

## Fenomeni riproduttivi.

Per una fortunata combinazione i pochi preparati microscopici di cui potei disporre per lo studio di Monocystis pareudrili contengono anche vari individui incistati. Dall'esame di questi potei ricavare tutta una serie di fenomeni in rapporto alla sporulazione, che nella specie in discorso può essere preceduta sia da anisogamia ma può prodursi anche per semplice schizogonia. L'assenza nell'entocito dei grossi granuli eosinofili di paramylon permette fino a un certo punto di distinguere le cisti di questa specie da quelle della Rhynchocystis descritta sopra, e che s'incontra nello stesso ospite; la distinzione è possibile anche durante i fenomeni di gametogenesi e di

schizogonia. Nelle cisti della Rhynchocystis i grani di paramylon si ritrovano ancora accanto ai zigoti tra le ultime tracce del residuo cistico. 1)

La parete propria delle cisti è molto sottile (fig. 24, 25, 26, 28, 37); non potei stabilire se sia composta di due lamine, l'endocisti e l'ectocisti o epicisti. <sup>2</sup>) Essa appare non di rado sollevata verso il lume della cisti, e ciò talvolta in rapporto con l'azione del liquido fissatore (alcool). Ogni cisti è ravvolta da parecchi linfociti uniti in sincizio e fortemente distesi, onde i loro nuclei appaiono depressi parallelamente alla superfice della cisti (fig. 28, n). Lo spessore dell' involucro sinciziale è talvolta rilevante, come s'osserva nella cisti di fig. 37, posta al 13° segmento dell' ospite, il cui involucro è fatto di fagociti. <sup>3</sup>) I linfociti che avvolgono le cisti possono, in virtù della propria viscosità, mantenere le cisti stesse attaccate a briglie connettivo-muscolari o alla parete dei sacchi seminali.

Col procedere della formazione delle cistospore, provengano queste da zigosi o da semplice schizogonia, la parete propria della cisti si squarcia in più punti, cosicchè nel lume stesso delle cisti possono penetrare linfociti ameboidi (fig. 47, linf.). Non potei stabilire se questi provengano dal sincizio pericistale ovvero dal liquido celomico per diapedesi attraverso a detto sincizio. Non trovai mai gameti, zigoti, o cistospore dentro a singoli linfociti ameboidi o dentro a fagociti. Nei linfociti ameboidi penetrano verosimilmente gli sporozoiti che tuttavia non mi fu dato d'osservare.

Incistamento seguito da gametogenesi. Nella Rhynchocystis descritta precedentemente non mi fu possibile seguire la gametogenesi per parte dei trofozoiti adulti incistati in coppie o sizigiti, ma potei soltanto osservare i zigoti o sporoblasti definitivi risultanti dall' unione di due gameti differenti. Nella Monocystis pareudrili invece non mi fu dato d'osservare i zigoti, mentre potei spingermi in indagini minute sui fenomeni della gametogenesi, in gran parte rappresentati nelle serie di sezioni che feci oggetto di studio.

Nella figura 23 sono riprodotti i contorni di due sizigiti. Le dimensioni di ognuno di essi corrispondono press'a poco a quelle dei trofozoiti adulti (fig. 20, 21, 22). Invero la sezione dell'individuo distinto con la lettera A misura 45  $\mu$  in massimo diametro, quella



<sup>1)</sup> Vedi sopra a pag. 214.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>) Cecconi 1902, p. 134; Minchin 1903, p. 157.

<sup>3)</sup> Vedasi più avanti a pag. 232 la note 3 per la distinzione fra questi elementi e i linfociti.

dell' individuo distinto con la lettera B 55  $\mu$ . La forma tondeggiante è alterata dalla reciproca pressione.

Anche nella figura 24 sono riprodotti i due sizigiti d'una stessa cisti, 1) avvolti nella sottile parete (p.) di questa. È pur sempre riconoscibile una linea netta di separazione fra i due sizigiti. L'entocito di questi ultimi si mostra ancora perfettamente simile nella struttura a quello dei trofozoiti adulti, dotato cioè di ampie maglie irregolari. La maggiore ampiezza delle maglie all'ingiro dei nuclei è in stretto rapporto con l'inizio dei fenomeni di cariodieresi. Sulle maglie dell'entocito si ritrovano i minuti granuli ematossilinofili sopra ricordati, ma questi appaiono anche abbondanti verso lo periferia di ciascun sizigite, là dove l'entocito si confonde con la sottile lamina corticale (epicito + sarcocito + miocito) a formare uno straterello subomogeneo (fig. 24). Questi granuli richiamano alla mente le "sphérules sidérophiles" ricordate e figurate da Léger e Dubosco<sup>2</sup>) per gli sporadin (= sizigiti) di Nina gracilis GREB., in cui esse sono disposte nella regione periferica, e in minor numero "éparses à travers le cytoplasme" (p. 44). I granuli suddetti hanno tuttavia un diametro molto minore. Accennando ad essi nella descrizione dei trofozoiti li ho ravvicinati alle granulazioni cromatoidi ricordate da Hesse (1909, p. 208). Questo secondo paragone mi pare più accettabile. Invero le sferule siderofile corticali di Léger e Dubosco scompaiono dalle masse citoplasmatiche venendo eliminate quando i nuclei dei futuri gameti emigrano verso la periferia dei rispettivi sizigiti (Lèger e Dubosco 1909, p. 57 e 58). Questo non è il caso per i granuli di Monocystis pareudrili. Le granulazioni cromatoidi da Hesse studiate specialmente in Monocustis agilis (1909. p. 75, 76, 86-88) allo stato di trofozoiti, sono, in detta specie, di due sorta: "les unes précédant l'apparition des grains de paramylon, les autres se montrant au moment où ces grains sont en voie d'absorption" (p. 75). Le prime nont bien une origine nucléaire" (p. 88), per le seconde l'origine è incerta.

I granuli ematossilinofili di Monocystis pareudrili sono ravvicinabili alle prime piuttosto che alle seconde. Inveno se queste ultime hanno un rapporto di derivazione anche parziale, per tramite del nucleo, dai granuli di paramylon, come propende ad ammettere Hesse (1909, p. 90), lo stesso non può dirsi per i granuli ematossilinofili di Monocystis pareudrili, non esistendo nell'entocito di questa specie granuli di paramylon o altri materiali di riserva riconoscibili.

<sup>1)</sup> Il diametro massimo della sezione figurata è di 75 \mu.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>) Cfr. 1909, p. 44, 49, 50, tav. 1 e 2 fig. 13, 14.

Non escludo una derivazione dei granuli ematossilinofili dal nucleo, sebbene la loro presenza nell'entocito dei trofozoiti e dei sizigiti appena incistati coincida con una integrità perfetta della Tale coincidenza constatò anche Hesse in membrana nucleare. Monocystis agilis. Nei trofozoiti di questa specie si compie una sorta di "bourgeonnement du karyosome", durante il quale "la membrane nucléaire reste intacte, et il semble difficile qu'elle puisse livrer passage à des masses solides comme des grains de chromatine; cependant le cytoplasme se remplit peu à peu de granulations qui presentent beaucoup d'affinité pour les colorants chromatiques; les unes sont de très faible volume, sphériques ou irrégulières, .... elles peuvent se rassembler en bâtonnets ou en figures régulières, on les aperçoit disséminées dans toute la masse cytoplasmatique; les autres sont très volumineuses, elles atteignent et même souvent dépassent la taille du caryosome" (p. 86, 87).

In Monocystis pareudrili l'entocito dei trofozoiti e dei sizigiti da poco incistati mostra soltanto granuli piccoli: altri più grossi accompagnano la comparsa dei gameti. Di essi tratto più innanzi descrivendo quest' ultimo fenomeno. Ora merita rivolgere l'attenzione ai nuclei dei due sizigiti. Essi hanno in ogni sizigite una posizione pressochè centrale.

Nella figura 23 è riprodotto uno di questi nuclei mentre si predispone alla prima divisione. Il cariosoma iniziale s'è risolto in alcuni cariosomi secondarî e pochi cromosomi foggiati a cordoncino sinuoso, immersi in una succo coagulato, mentre accanto a una soluzione di continuo della membrana nucleare si mostra la sfera collegata alle maglie dell'entocito, e provvista di granuli ematossilinofili. Questi fenomeni di profasi corrispondono su per giù a quelli descritti e figurati da Brasil (1905—1906, p. 85) pel "troisième exemple de mitose" da lui osservato nei sizigiti di Monocystis di Lumbricus"). Nel mio preparato la sfera, mal fissata, appare grossa, mal definita, nè lascia scorgere i filamenti dell'aster e il centriolo.

I nuclei dei sizigiti della figura 24 si trovano in une condizione poco più avanzata: i loro cromosomi si sono composti a formare una piastra, i cariosomi secondarî sono diminuiti in numero e in volume, mentre la distruzione della membrana nucleare s'è estesa maggiormente. Anche qui nelle regioni occupate dalle sfere si trovano molti granuli ematossilinofili.

Parte dei cariosomi secondarî mostra fenomeni degenerativi.

<sup>1)</sup> Vedasi la nota (3) a pag. 213.

Un esempio è l'areola più debolmente colorata che appare attorno ad alcuni di essi (fig. 23), un altro la trasformazione in piccole bolle incolore di cui si riconosce il solo contorno in forma di cerchiolino (fig. 23 e 24). I cariosomi degeneranti saranno ceduti (in parte?) al citoplasma all' atto della formazione del primo fuso, accompagnata da totale scomparsa della membrana nucleare. Non mi fu dato però d'osservare la formazione del primo fuso.

Forse anche a Monocystis pareudrili s'applica l'asserto di Brasil: "Le noyau de la Grégarine se présentera donc à nous comme l'association intime d'un noyau somatique et d'un noyau germinatif, association cessant avec l'enkystement; le noyau somatique dégénéré alors et meurt, le noyau germinatif donnant naissance par ses multiplications successives aux noyaux sexuels" (1905—1906, p. 87, 88).

Se i cariosomi secondarî concorrano ad aumentare la quantità dei granuli ematossilinofili del citoplasma non si può affermare con sicurezza, ma credo ciò assai probabile, e più innanzi (p. 225) cerco di dimostrarlo.

In altre cisti potei studiare i fenomeni ultimi che accompagnano la produzione dei gameti: non mi fu dato di seguire il precedente graduale moltiplicarsi dei nuclei di ogni sizigite.

La figure 25 e 26, ricavate da due differenti sezioni, rappresentano i tagli di due sizigiti di una medesima cisti passanti pel loro centro. Tali sizigiti, se pur così possono ancora esser chiamati, 1) hanno già formato quasi tutti i rispettivi gameti. Va notata anzitutto la forma sferica dei sizigiti: tale la potei osservare anche in un'altra cisti còlta in uno stadio simile. Lo spazio fra i due sizigiti e la parete cistica, in parte sollevata verso l'interno, è verosimilmente indice di un liquido intracistico. Che tale liquido provenga dai sizigiti, come ammettono Léger e Dubosco (1909, p. 121) per varie Gregarine, è assai probabile. Tuttavia non mi pare che in Monocystis pareudrili l'emissione di liquido sia accompagnata da una contrazione molto accentuata dei sizigiti. 2) Invero i sizigiti delle due figure 25 e 26 hanno rispettivamente un diametro di 48 e di 60  $\mu$ , 3) pari su per già al diametro dei maggiori trofozoiti non incistati, e al diametro massimo dei sizigiti da poco incistati riprodotti nelle

<sup>1)</sup> Vedasi più avanti la nota (2) a pag. 224.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>) Cuénor (1901) ha invece riconosciuto una contrazione molto evidente in *Monocystis agilis* Stein "pendant on après la sécrétion du kyste" (p. 586).

<sup>3)</sup> In un'altra cisti a stadio consimile trovai per i due sizigiti i diametri di 45 e 50 μ. Questi diametri, come i due sopra citati, si riferiscono alle singole masse citoplasmatiche tondeggianti, prescindendo dai gameti che le circondano.

figure 23 e 24. Le maglie del citoplasma hanno conservato la medesima ampiezza (fig. 28 e 29), 1) sicchè non saprei ravvisare in *Monocystis pareudrili* la trasformazione del "cytoplasma aqueux du sporadin mûr 2) en un cytoplasme très dense caractéristique des individus enkystés", come poterono dimostrare Léger e Duboscq (1909, p. 121) per diverse altre Gregarine.

Il liquido intracistico di Monocystis pareudrili produrrebbe coll'aumentare in quantità, una maggior distensione della parete cistica, consentita dalla cedevolezza dell'invoglio sinciziale di linfociti; una parte soltanto dello spazio occupato dal liquido sarebbe ceduto dai sizigiti.

Ho ricordato sopra (pag. 218 e 222) che i granuli ematossilinofili del citoplasma si ritrovano anche quando i fenomeni di sporulazione sono già avanzati, e che appaiono allora con diametro maggiore e forma più varia. Una tale condizione di cose appare nei due sizigiti delle figure 25 e 26, e in quelli altrove citati, che, ripetendo i medesimi stadî, mi servirono par le figure 31, 32, 33, 34 e 35. Al centro di ogni sizigite<sup>3</sup>) è presente una massa subomogenea, non reticolata, a limiti indefiniti, tinta in rosa violaceo dall'ematossilina-eosina (fig. 25, 26, 27 m). Questa massa contiene talvolta qualche piccolo grumo di materia più densa, ed è collegata alle maglie del citoplasma, che appare in vicinanza di essa straordinariamente ricco di corpicciuoli e granuli tinti intensamente dalla ematossilina. I più grossi sono tondeggianti, cavi internamente, e appaiono come cerchiolini che raggiungono talora  $\mu$  1,5 in diametro (fig. 27). Altri, più piccoli, compatti, appaiono un po' allungati o a contorni irregolari. I più piccoli infine sono decisamente puntiformi, confusi con i precedenti o sparsi in regioni più distali del citoplasma, e predominanti nella regione corticale, che per la loro presenza spicca nettamente come una grossa linea più scura (fig. 25, 26, 28, 30).

Qual' è l'origine di tutto questo materiale ematossilinofilo? Parte di esso, specialmente i granuli più piccoli, sparsi ovunque nel citoplasma, corrisponde ai granuli già preesistenti nei trofozoiti non ancora incistati, e per i quali non ho escluso la derivazione dal

<sup>1)</sup> Si tenga calcolo del maggiore ingrandimento di queste due figure rispetto alle figure 20, 21, 23 e 24.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>) Denominazione che corrisponde e quella da me usata, trofozoite adulto, seguendo la nomenclatura proposta da Minchin (1903).

<sup>3)</sup> Questo nome comprendo non essere del tutto appropriato nel caso in discussione, ma lo uso ugualmente per brevità in luogo della perifrasi "massa citoplasmatica residua e indivisa del sizigite".

nucleo ancora provvisto di membrana completa. 1) I granuli maggiori, compresi quelli cavi, lasciano più facilmente supporre una derivazione. sia pur parziale, dal nucleo. Essi rappresentano probabilmente dei prodotti collegati geneticamente ai cariosomi secondari degeneranti. Invero, già quando sono ancora contenuti nei nuclei dei sizigiti p. d. questi cariosomi possono apparire in parte come sferule cave (fig. 23 e 24); il complesso dei cariosomi secondarî e dei loro derivati verrebbe per breve tratto trascinato via dalla regione centrale o subcentrale del sizigite durante i successivi fenomeni mitotici pei quali si giunge ai nuclei destinati ad essere ripartiti fra i gameti. Le mitosi, crescenti in numero con progressione geometrica, si produrrebbero in regioni gradatamente più discoste dal centro della sfera citoplasmatica del sizigite, e, almeno all'inizio, con relativa frequenza, come pare dimostrato per altre Gregarine. 2) Le singole mitosi trascinerebbero seco i cariosomi sempre più ridotti in volume; le mitosi a mano a mano più distali e più piccole non porterebbero seco che cariosomi piccolissimi o frammenti di essi. Non potei constatare se in Monocystis pareudrili a una prima serie di mitosi segua nei sizigiti il ripristino di nuclei in riposo, come è il caso nella dattiloforidea Nina gracilis Grebn., minutamente studiata da Léger e Dubosco (1909, p. 52). 3) Qualora ciò s'avveri non è da escludere che una parte almeno della cromatina somatica (= cariosomi secondarî), dopo esser stata trascinata e forse suddivisa durante mitosi successive,4) possa, durante il "riposo" nucleare, conservarsi nei

¹) Vedasi sopra a pag. 222. Se questi granuli siano dotati del potere di moltiplicarsi non so dire: nessuna loro figura me ne ha dato prova certa. Nè posso affermare per essi una derivazione paragonabile a quella ammessa da Comes (1907) per i grani cromatici di Stenophora e Stylorhynchus, che reppresentano, secondo questo autore, un apparato cromidiale, scarso nei trofozoiti normali, più copioso in quelli ipernutriti. Il loro aumento in quantità appare, in Monocystis pareudrili, dopo l'incistamento e durante la gametogenesi (vedasi avanti a pag. 226).

<sup>\*)</sup> LEGER e Dubosco (1909) così s'esprimono a questo riguardo: "Il semble en effet que les divisions se poursuivent par crise pendant la première période de multiplication, la première mitose est suivie de quelques autres sans intervalle de repos" (p. 52). Ciò si riferisce alla gametogenesi di Nina gracilis Grebnicki (= Pterocephalus nobilis A. Schneider). In Monocystis rostrata invece, secondo le ricerche di Mulsow (1911): "Nach Ablauf der ersten Teilung finden sich zwei kleinere Kerne, die zunächst in völlige Ruhe übergehen" (p. 28).

<sup>3)</sup> Cfr. anche il reperto di Mulsow (1911) in Monocystis, ricordato nella nota precedente.

<sup>4)</sup> Brasil (1905—1906), in Monocystis di Lumbricus, ha notato che i cariosomi secondari "lorsqu'ils restent accolés au fuseau ou qu'ils sont inclus dans ses fibres, ils subissent l'influence de son étirement et de ce fait souvent deviennents oblongs" (p. 87, e tav. 9, fig. 15, 17).

nuclei e anche crescere in volume. Cosicchè i cariosomi secondarî non sarebbero tutti destinati a degenerare prontamente poco dopo l'incistamento dei due sizigiti.

Brasil (1905—1906) per le *Monocystis* di *Lumbricus* ammette che durante la gametogenesi "d'une façon générale, après la formation de la première figure de division, la partie non employée du premier noyau commerce à dégénérer. Tous les auteurs sont en accord sur ce point" (p. 87). ¹) Questo autore dimostra pure la diffusione dei cariosomi "dans toute l'étendue" del citoplasma del sizigite già mentre si va compiendo la prima divisione nucleare (p. 87, e tav. 9, fig. 2). Se cio avvenga anche in *Monocystis pareudrili* non potei constatare, tuttavia non escludo il concorso di correnti citoplasmatiche nel diffondere i cariosomi secondarî.

Anche Brasil ricorda che si possono ritrovare detti cariosomi "quand les gamètes sont différenciés", come sarebbe appunto il caso per le cisti da me osservate, e "même après la conjugaison de ces derniers" (p. 87). Tuttavia un fatto mi ha colpito osservando le cisti di Mon. pareudrili: la grande sproporzione fra il volume totale dei primi cariosomi secondarî (fig. 23 e 24) e il volume totale dei corpuscoli e granuli ematossilinofili sparsi nella regione subcentrale dei sizigiti nella fase terminale della gametogenesi (fig. 25, 26, 27). La cromatina dei cariosomi secondarî (= cromatina somatica), per cui s'ammette generalmente la degenerazione col prodursi dei gameti, come potrebbe dunque al tempo stesso aumentare in quantità? Per spiegare la sproporzione suddetta si presentano due ipotesi:

o la cromatina somatica, non totalmente espulsa durante la prima serie di mitosi, è in grado di aumentare in volume durante i supposti periodi di "riposo" nucleare, e, abbandonata in seguito dai fusi sempre più piccoli durante le mitosi seguenti, degenera circa nella fase finale della gametogenesi;

oppure la cromatina somatica, totalmente espulsa già durante la prima serie di mitosi, degenera reagendo col citoplasma circostante, e da luogo, per aumento di volume, alla massa di corpuscoli e granuli cromatoidi, che rappresenterebbero così un cumulo di prodotti degeneranti fin dalle prime fasi della gametogenesi.



<sup>1)</sup> PROWAZEK (1902) ha osservato in Monocystis agilis Stein che il cariosoma (Innenkörper) "zerfällt in mehrere meist verschieden große Körper . . . . vielfach auch schon knapp vor der Encystierung" (p. 298). Mulsow (1911, p. 26) descrive in Monocystis rostrata Muls., parassita nei sacchi seminali di Lumbricus, la scomparsa più o meno precoce dei "sekundäre Nucleolen" (= cromatina somatica) durante le prime mitosi dei nuclei dei sizigiti.

Le seconda ipotesi si concilierebbe coll'asserto di Brasil sopra riferito (p. 21), la prima troverebbe un appoggio nel reperto di questo medesimo autore, di cariosomi secondarî accollati ai fusi o inclusi nelle loro fibre. 1)

Quanto alla massa centrale subomogenea dei sizigiti in avanzata gametogenesi (fig. 25, 26, e 27 m) non è facile spiegarne l'origine. Sarebbe forse essa il prodotto di reazioni del citoplasma col succo nucleare abbandonato dal nucleo primitivo posto appunto nella regione centrale? A questa domanda non posso che lasciare il valore di vaga ipotesi.

I due sizigiti di una medesima cisti non mostrano, nella loro massa citoplasmatica tondeggiante, diversità apprezzabili in rapporto a un differenziamento sessuale. Già Brasil (1905—1906) in altre *Monocystis* non potè "découvrir la moindre dissemblance, et cela aussi bien dans l'aspect général que dans le détail de la structure, entre les cystoplasmes des deux associés" (p. 76). Potei invece riconoscere una differenza nella rapidità con cui i sizigiti producono i gameti. Questi ultimi mostrano molto chiaro il differenziamento sessuale. *Monocystis pareudrili* fornisce un nuovo e chiaro esempio di anisogamia.

Le ultime mitosi che precedono la formazione dei nuclei dei gameti possono prodursi sia all'interno della regione periferica del sizigite che alla sua superfice (fig. 30). L'uno e l'altro caso vennero già notati da Brasil (1905—1906, p. 89) nelle Monocystis di Lumbricus. Nei pochi fusi in cui la cosa mi riusci possibile contai i cromosomi bacilliformi, e li trovai in numero di 4—5 (fig. 30 e 34). Ciò risponde a una regola che pare costante nelle Gregarine: in questi protozoi "il y a chance que ce nombre quatre, observé si souvent,



<sup>1)</sup> Leger e Duboscq (1909) hanno constatato che nella gametogenesi dell'attinocefalidea Hoplorhynchus oligacanthus (Sieb.) la cromatina somatica appare organizzata in "noyaux somatiques qui vont continuer à se diviser lentement, d'abord par mitoses, puis par amitoses avec traces de figures astériennes, mais sans aboutir à la formation de gamètes" (p. 72). Tali nuclei somatici compaiono forse ancora integri nei frammenti del residuo somatico delle due Gregarine incistate quando già si sono formate le sporocisti per fusione dei gameti a due a due (p. 77). Recentemente Lyndhurst Duke (1910), in una nuova Gregarina — Metamera schubergi — ha trovato il "Restkörper" delle cisti provvisto di "a few nuclei which have not kept pace with the general division" (p. 276). Questi nuclei, più grossi di quelli destinati ai gameti, vengono dal detto autore paragonati ai "noyaux somatiques" di Hoplorhynchus. In Monocystis parcudrili non pare si formino nuclei somatici, mentre compaiono bensi, nel citoplasma dei sizigiti alla fase finale della gametogenesi, vari nuclei sessuali ritardatari non degeneranti (vedasi avanti a p. 231).

soit très général", è detto in un importante e recente lavoro di Léger e Dubosco sulla sessualità della Gregarine (1909, p. 56). Tuttavia questi autori dimostrarono in *Nina gracilis* la presenza in più di un cromosoma impari. I miei preparati non mi hanno permesso di addentrarmi in uno studio minuzioso a questo riguardo. 1)

Le mitosi di Monocystis pareudrili corrispondono al "troisième type" di Brasil (1905—1906), come appare del confronto delle mie figure 30 e 34 con le figure 24 e 25 della tav. 9 del lavoro di questo autore. Già sopra (pag. 222) ho ricordato una simile corrispondenza nella profasi della prima mitosi nei sizigiti. Le regioni apicali di ciascun fuso, di forma conica, appaiono tinte più intensamente: esse rappresentano verosimilmente due centroconi nel senso inteso da Léger e Dubosco (1909, p. 53 e 54). Il metodo di colorazione adoperato (ematossilina al cloralio e eosina) non mi ha permesso di riconoscere i centrioli.

I gameti possono organizzarsi sia alla superfice della sfera citoplasmatica del sizigite come pure — in numero di uno o due — dentro a una vacuola periferica di detta sfera (fig. 29 e 36). Questo ultimo fenomeno venne già trovato in *Manocystis* da Cuénot (1901, tav. 19). 2)

Descrizione dei gameti. I caratteri differenziali fra i gameti dei due sessi vanno ricercati:

nella forma, nel citoplasma, nel nucleo,

e forse anche nel loro numero per una data cisti. Il citoplasma dei varî gameti è subomogeneo, tinto in rosa dall' eosina, privo di granulazioni ematossilinofile; ma nei gameti provenienti da uno dei sizigiti esso à più abbondante, mentre in quelli prodotti dall' altro sizigite è relativamente scarso.

Distinguo i primi colla denominazione gameti poliplasmatici (fig. 25, 28, 29, 31, 32, 33), i secondi colla denominazione gameti oligoplasmatici (fig. 26, 30, 36 tranne c). I primi mostrano una torma ovoide o a pera se osservati di fianco, in modo cioè che l'asse principale, congiungente il polo d'attacco sul citoplasma del sizigite col polo opposto (di solito subconico), sia adagiato nel piano ottico (fig. 28, 29, 31, 32). Osservati in altra direzione appaiono rotondeg-



<sup>1)</sup> Mulsow (1911, p. 29 e 32) in Monocystis rostrata ha trovato i cromosomi in numero di 3 nelle "Vermehrungsteilungen" e in numero di 4 nelle "Reifeteilungen" che precedono direttamente la comparsa dei gameti.

<sup>2)</sup> Cfr. anche: Minchin 1903, p. 160, fig. 6 a.

gianti (fig. 33). I gameti oligoplasmatici hanno il loro citoplasma disposto a formare attorno al nucleo uno strettissimo alone, sollevato in pochi e brevi lobi più o meno acuti. La configurazione loro appare la stessa anche osservendoli in differenti direzioni (fig. 30).

I gameti poliplasmatici sono lunghi da  $\mu$  4,5 a  $\mu$  5.3 circa, e larghi circa  $\mu$  3,75; gli oligoplasmatici hanno un diametro che sta fra 2 e 3  $\mu$ .

Nella cisti da cui ricavai le fig. 31, 32, 33, 35, 36, il sizigite a gameti oligoplasmatici porta alla sua superfice parecchie cellulette simili ai gameti (presenti anch'essi in buon numero) ma un po' più grosse, e più ricche in citoplasma (fig. 35 e 36 c). Il nucleo di queste cellulette mostra quasi sempre la cromatina organizzata in uno spirema serrato, indice di attività mitotica: ogni celluletta è verosimilmente in procinto di dividersi per produrre due o più gameti oligoplasmatici. I due più piccoli gameti che si vedono nella fig. 30 sono in via di formazione e non si sono ancora sollevati dalla regione corticale del sizigite che li ha prodotti.

Diversi gameti di entrambi i tipi appaiono già staccati e liberi nel cavo cistico. Quelli poliplasmatici, siano staccati oppure no, mostrano, se visti di fianco, una grande vacuola nel loro citoplasma in corrispondenza del punto d'attacco al sizigite (fig. 28, 29, 31, 32). Per la presenza di questa vacuola il nucleo è di regola spostato verso il polo più acuto del gamete.

In entrambi i tipi di gameti il nucleo è quasi costantemente sferico; una maggior costanza si nota nei gameti poliplasmatici. Il diametro dei varî nuclei s'aggira intorno ai  $2 \mu$ : tuttavia i nuclei dei gameti oligoplasmatici sono di regola un poco più grossi.

I nuclei mostrano ancora una differenza abbastanza chiara nella quantità e nella distribuzione della cromatina. Questa nei gameti poliplasmatici è disposta a placche contro la membrana e in fini briglie attraverso al succo nucleare jalino e incoloro. Ciò dà un aspetto alveolare al nucleo, che rassomiglia così non di rado a quello del gamete che Brasil (1905—1906) ha distinto colla denominazione "grand gamète" in altre Monocystis (pag. 91, e tav. 10 fig. 30).

Il nucleo dei gameti oligoplasmatici è alquanto più ricco in cromatina, che appare in granuli di forma irregolare e diversa mole, per solito distribuiti uniformemente o quasi. Tale nucleo può chiamarsi con Brasil (1905—1906, p. 90) nucleo "ipercromatico".

Le differenti caratteristiche dei nuclei dei due tipi di gameti sono già apprezzabili quando i nuclei stessi si trovano ancora compresi entro la regione corticale della massa citoplasmatica dei rispettivi sizigiti.

Il nucleo ipercromatico caratterizza, nelle *Monocystis* studiate da Brasil, il gamete minore, che Léger e Dubosco (1909, p. 27) chiamano senz'altro "gaméte mâle". Verosimilmente anche in *Monocystis pareudrili* il nucleo ipercromatico caratterizza il sesso maschile: i gameti oligoplasmatici sarebbero i gameti maschili. La loro motilità consiste molto probabilmente in un moto ameboide, suggerito dall'aspetto irregolare del loro contorno (fig. 30).

I gameti poliplasmatici o femminili non appaiono mai così deformati nel contorno, il che indica una probabile immobilità.

Nel plasma dei gameti non potei riconoscere alcun organulo addetto alla locomozione, come ad es. un "Achsenfaden" pari a quello visto da Hoffmann (1908, p. 156, e tav. 9 fig. 35) nei gameti maschili di *Monocystis* di *Lumbricus*.

Il diverso quantitativo di citoplasma contenuto nei due tipi di gameti non pare abbia come fenomeno correlativo una grandezza costantemente minore della massa citoplasmatica residua del sizigite che ha prodotto i gameti poliplasmatici. Così in una delle due cisti osservate trovai i gameti maschili disposti attorno ad una massa citoplasmatica sferoidale con diametro di 50  $\mu$ , e i gameti femminili attorno ad una massa con diametro di 45  $\mu$ ; nell'altra cisti invece il primo diametro è di 60  $\mu$ , il secondo di 48  $\mu$ . Ma è logico obbiettare che due soli casi osservati non possono permettere in una questione simile di stabilire una regola, e inoltre che un solo diametro non basta per giudicare il volume di differenti masse citoplasmatiche che possono essere più o meno ovoidi pur apparendo circolari in una sezione.  $^{1}$ )

Non ha potuto riconoscere la riduzione cromatica dei gameti quale vene osservata da Paehler (1904, tav. 6 fig. 29) e da Schnitzler (1905, p. 321, tav. 16 fig. 11 a—c) in Clepsidrina, e da Léger e Duboscq (1909, p. 96, 97, tav. 5 fig. 145) in Gregarina. Tale fenomeno pare manchi nelle Monocistidee<sup>2</sup>) mentre Mulsow (1911, p. 31) ha descritto in Monocystis rostrata la riduzione del numero dei cromosomi nelle ultime mitosi (Reifeteilungen) che precedono la comparsa dei gameti.



<sup>1)</sup> HOFFMANN (1908, p. 153 e fig. 2) in una Monocystis del Lumbricus agricola - HOFFMSTR. (= L. terrestris L. Müll.) vide che "in den meisten Fällen war der Syzygit, der die länglichen Gameten (maschili!) lieferte, kleiner als der andere, von dem die rundlichen Gameten stammten".

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>) Cfr. Brasil (1905—1906, p. 95) e Léger e Duboscq (1909, p. 29).

Ho accennato sopra (p. 227) a una diversa rapidità da parte dei due sizigiti d'una medesima cisti nel produrre i rispettivi gameti. Invero nelle due cisti esaminate trovai un numero sensibilmente maggiore di gameti femminili che di gameti maschili: in una cisti ne contai rispettivamente 255 e 155. Data la contemporaneità nell'inizio della prima mitosi dei due sizigiti incistati 1) quale risulta dalle due cisti che mi servirono per le figure 23 e 24, ne consegue che il succedersi delle mitosi destinate alla formazione dei nuclei dei gameti si svolge più rapido in rapporto ai gameti poliplasmatici o femminili. Cuénot (1901) rilevò una "légère asynchronie" nelle mitosi iniziali, la quale "suffit à montrer que chaque associé a conservé son individualité" (p. 588) Mulsow (1911) riconobbe in Monocystis rostrata che la "Gametenbildung tritt gewöhnlich an dem einen Tier der Cyste etwas früher ein als an dem anderen" (p. 31); in questa specie non pare esista anisogamia.

Tuttavia la differenza in numero citata sopra non credo sia definitiva. Le figure cariocinetiche dentro o attorno alle masse citoplasmatiche dei sizigiti provano che il processo gametogenetico nelle due cisti descritte non è ancora ultimato; e tali figure sono appunto più frequenti nei sizigiti a gameti oligoplasmatici o maschili, accompagnate da cellulette (fig. 35 e 36 c) prossime a produrre ognuna due e forse più gameti. I gameti maschili sarebbero quindi destinati ad aumentare in numero più dei femminili, che hanno quasi raggiunto il numero massino.

Alle figure cariocinetiche, nelle due masse citoplasmatiche di una medesima cisti, si aggiungono dei nuclei ritardatarî, compresi più o meno profondamente nella regione periferica delle masse suddette (fig. 25 e 26). Questi nuclei non mostrano caratteri di degenerazione.

In Monocystis pareudrili le masse citoplasmatiche residue dei due sizigiti non subiscono una lobulazione durante il periodo finale della gametogenesi, com' è invece il caso in altre Monocistidee, secondo i dati forniti da Wolters (1891, tav. 6 fig. 11), da Siedlecki (1899, p. 527, tav. 1 fig. 14), da Prowazek (1902, p. 302), da Brasil (1905, p. 31, e tav. 2 fig. 1, 5, 6; 1905—1906, p. 89, e tav. 10 fig. 27), da Mulsow (1911, p. 25, fig. III e tav. 6, fig. 61 e 62) e da altri. Hoffmann (1908), osservò che il solo sizigite che produce i gameti femminili "wies häufig eine innere stärker hervortretende Lappung



<sup>.</sup> ¹) Contemporaneità o quasi videro già Wolters (1891, p. 111 e tav. 5 fig. 15), Сийнот (1901, p. 588 e tav. 18 fig. 13), Prowazek (1902, p. 295 e tav. 9 fig. 2) in altre Monocystis, Lyndhurst Duke (1910, tav. 15 fig. 13) in una Policistidea, Metamera schubergi.

auf" (p. 153). Nelle *Monocystis agilis* studiate da Cecconi (1902, tav. 5 fig. 10) la lobulazione è appena accennata.

Anche il carattere della vacuolizzazione delle masse citoplasmatiche dei sizigiti, che si manifesta in altre Monocystis 1) non appare in Mon. pareudrili durante le ultime fasi della gametogenesi. Se essa compaia in seguito, cioè a gametogenesi compiuta, mentre s'effettua la copulazione, non saprei dire. Nei miei preparati manca lo stadio della copulazione, visto invece nella nuova specie di Rhynchocystis descritta precedentemente. Così pure mancano cisti con cistospore di cui si possa accertare la formazione per anisogamia.

Incistamento solitario. Lo studio della Monocystis pareudrili mi ha permesso di addentrarmi nella questione ancora recentemente dibattuta dell' incistamento solitario.

La figura 37 mostra la sezione di una cisti contenente un solo individuo sferico. Questo ha un diametro di 63  $\mu$ , pressochè pari al diametro dei più grossi trofozoiti o dei più grossi sizigiti pronti per la gametogenesi. <sup>2</sup>) La cisti è contenuta nel lume del 13° segmento dell' ospite anzichè nel lume di un sacco seminale, e appare avvolta da uno spesso invoglio sinciziale di fagociti (sin). <sup>3</sup>) Il cavo



<sup>1)</sup> Cfr. ad es. Wolters (1891, tav. 6 fig. 11) e Cuénot (1901, tav. 19 fig. 20). Queste figure sono riportate nei trattati di Lang (1901, p. 215) e di Minchin (1903, p. 160).

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>) Vedasi a pag. 219 e 220.

s) Ho altrove (1910i) esposto le caratteristiche degli elementi che si trovano liberi nel liquido celomico di Pareudrilus pallidus Cogn., distinguendo: a) dei fagociti, assai più abbondanti nel 13º segmento che nei segmenti vicini\*); b) dei linfociti "di piccola mole, a forma molto incostante e irregolare" (p. 324), ameboidi, e presenti in scarso numero nel 13º segmento; c) le cellule tipiche delle fimbrie conduttrici (1910h) equivalenti per mole ai fagociti, ma diverse nella struttura e colorabilità del citoplasma, mediocremente frequenti nel lume del 13º segmento. Nei primi soltanto riconobbi un potere fagocitario riguardo a materiale citologico figurato, e precisamente rispetto a spermì. Ho accennato pure (1910h, p. 740) a una funzione nutritizia da parte dei fagociti rispetto agli ovociti: questi appaiono avvolti da un sincizio di fagociti. Il potere avvolgente dei fagociti s'è manifestato anche per la Gregarina della fig. 37. Nel sincizio avvolgente si ritrovano varì frammenti di spermì fagocitati (non figurati), mentre accanto ad esso si scorgono dei fagociti liberi (fag.). La Gregarina, come è detto più innanzi, mostra alcuni fenomeni degenerativi.

<sup>\*)</sup> Nel mio lavoro sopra citato è detto, riguardo ai fagociti: "Nel lume del 12º segmento non ne trovai nessuno" (p. 324). Ripetuti esami dei preparati microscopici mi hanno invece dimostrato la presenza di quegli elementi — ma in scarso numero — anche nel lume del 12º segmento, in quello dei sacchi seminali posti al 12º, e ancora nel lume dell' 11º segmento.

cistico lascia supporre la presenza di un liquido attorno alla Gregarina, disposto nello spazio chiaro in cui la membrana (? semplice, ? doppia) appare ripiegata. L'individuo incistato non mostra nè strie epicitarie nè granuli di paramylon fra la maglie dell' entocito: questa ultima caratteristica in special modo mi ha permesso di distinguerlo da un' altra monocistidea, *Rhynchocystis Hessei*, che s'incontra nel 13º segmento e nei segmenti adiacenti dello stesso ospite.

L'entocito ha struttura identica a quello dei trofozoiti adulti o dei sizigiti: ampie maglie provviste di granuli ematossilinofili, più abbondanti nella regione centrale e in quella corticale dove l'entocito si confonde col sottilissimo sarcocito (fig. 37 e 38). Nella regione corticale si contano, ricavandoli dalle quattro sezioni in cui è contenuta la cisti, 29 nuclei. Due di essi sono bene organizzati: mostrano. la cromatina disposta a formare uno spirema, e la membrana nucleare Gli altri appaiono come piccole masse subintegra (fig. 39). omogenee, a contorno irregolare, tinte in violaceo colla doppia colorazione all'ematossilina al cloralio ed eosina: nel loro interno trovasi per solito un granulo più colorato (fig. 38). Si tratta credo di fenomeni cariolitici, dipendenti da azione deleteria esercitata dal sincizio fagocitico avvolgente la cisti. Questa era probalilmente destinata a dissolversi. Altre cisti solitarie mostrano invece fenomeni assai chiari di attività interna con produzione di spore. Queste cisti sono tutte quante contenute nello stesso sacco seminale del 12º segmento nel quale trovai i trofozoiti e le cisti gametogenetiche. I sacchi seminali sono verosimilmente la sede prediletta di Monocystis pareudrili, com'è il caso per la maggior parte delle Monocistidee degli Oligocheti. 1)

La cisti riprodotta in sezione nella figura 40 contiene una massa citoplasmatica subsferica riferibile, pel suo diametro di circa  $55~\mu$ , a un solo individuo adulto di Monocystis pareudrili. Il bleu di toluidina usato per colorarla ha messo in evidenza una massa centrale informe ricchissima di granuli tinti in violaceo, e alcuni corpicciuoli rotondeggianti, sparsi senz'ordine, tinti in azzuro. La medesima tinta azzurra appare nei nuclei delle cellulette ordinate in buon numero alla superfice della massa citoplasmatica o libere nel lume cistico. Queste cellulette hanno l'aspetto di sporogonî o di sporocisti appena formate, e ancora uninucleate. La figura 41 ne riproduce due a forte ingrandimento. Esse hanno forma ovoide, misurando in lunghezza  $\mu$  7,5, in larghezza  $\mu$  5,25. Il loro citoplasma è tinto leggermente in celeste dal bleu di toluidina, e appare provvisto di

<sup>1)</sup> Cfr. Hesse (1909) p. 40-43 e 56.

poche vacuole e di pochi granuli. La periferia è delimitata da una linea sottile ma netta che può interpretarsi come una membrana incipiente. Il nucleo, spesso  $3 \mu$ , è rotondo ed ha un aspetto spiccatamente alveolare, essendo la cromatina addossata in gran parte alla membrana.

Il nome di sporocisti i. s. s. non è applicabile alle cellule sopra descritte. Questo nome venne proposto da Wolters: egli chiamò "Sporogonien" (1891, p. 112) le cellule prodotte dai due sizigiti di una medesima cisti di Monocystis; ogni sporogonio "umgibt sich mit einer feinen Hülle, die im weiteren Verlaufe an Dicke beträchtlich zunimmt" diventando così una Pseudonovicella "welche man besser als Sporocyste wird bezeichnen können" (p. 113). Più tardi MINCHIN (1903, p. 160) propose di chiamare "sporocyst" la "tough membrane" secreta dal zigote o sporoblasto definitivo, fondandosi sui dati messi in chiaro da Cuénot. Tuttavia quest'ultimo autore aveva usato (1901) quel medesimo termine ad indicare, appunto in Monocystis, tutto quanto il corpo del zigote o "copula" allorchè esso ha acquistato la forma allungata. Lo seguirono Brasil (1905-1906) pure nella nomenclatura delle Monocystis, Léger e Dubosco (1909, p. 66 ec.) e altri nel descrivere il ciclo sessuato di altre Gregarine. Cosicchè sporocisti i. s. s. è la cellula derivata dalla fusione dei gameti, dalla somma di due plasmi e due nuclei di sesso differente, o quanto meno di due cellule preesistenti.

Le cellulette prodottesi nelle cisti da incistamento solitario di *Monocystis pareudrili* non rispondono a questa condizione, eppure sono in grado anch'esse, come dirò in seguito, di moltiplicare il proprio nucleo fino a diventare ottonucleate, per produrre verosimilmente dei corpi analogi agli sporozoiti. Distinguo quelle cellulette col semplice nome di spore.

L'unico caso sicuro d'incistamento solitario nelle Monocistidee, seguito da sporulazione, è quello della Lithocystis Schneideri Giard, descritto chiaramente da Léger (1897). In questa specie v'è inoltre incistamento accompagnato da copulazione. Si giunge alla produzione di "macrospore" e di "microspore" uguali in lunghezza, diverse in larghezza, ma è sconosciuto il loro rapporto con le cisti solitarie e copulative.

Una terza cisti solitaria di *M. pareudrili* è quella riprodotta in sezione nella figura 42, e trovata, al pari di quelle ricorda te più avanti, in un preparato tinto coll'ematossilina al cloralio seguita da

<sup>1)</sup> Parassita nella cavità celomica di Echinocardium e di Spatangus.

eosina. Questa cisti è avvolta in una sorta di tasca formata dall'esile parete del sacco seminale e sporgente nel 12º segmento. Si riconosce ancora la massa citoplasmatica a larghe maglie, residuo della Gregarina adulta, e in essa sono presenti parecchi corpi cromatoidi tinti intensamente dall'ematossilina al cloralio. Alcuni di essi sono molto grossi — diametro massimo 7  $\mu$  — di forma assai irregolare. e spiccatamente alveolari. È applicabile a questi granuli una delle due ipotesi formulate sopra (p. 226) a proposito dei granuli ematossilinofili dei sizigiti della specie in discorso? I granuli più grossi rappresentano probabilmente dei nuclei o degli aggruppamenti di nuclei ritardatarî e degeneranti, come dimostrerebbe la forma irregolare dei granuli medesimi. Le spore di questa terza cisti solitaria hanno anch' esse forma ovoide, e misurano all' incirca 9 u in lunghezza e 3 \mu in larghezza. Sono esse simili nella forma a quelle che s'osservano in una quarta cisti, pure solitaria, riprodotta nella due sezioni delle figure 43 e 44 A. La cromatina è però qui organizzata in grani serrati, e dispositi nella regione mediana di ogni spora, quasi lateralmente all'asse principale; il citoplasma mostra, presso ciascun polo arrotondato delle spore, un addensamento interpretabile come porzione apicale di un fuso mitotico (fig. 45).

Questa quarta cisti solitaria a spore uninucleate è dotata anch' essa di massa citoplasmatica residua della Gregarina, contenente molti corpi cromatoidi alveolari, alcuni dei quali sono riprodotti a forte ingrandimento nella figura 45. Il loro diametro è di 2  $\mu$  all'incirca. Sono presenti anche pochi corpi cromatoidi molto maggiori (fig. 43), spessi circa 6  $\mu$ , e corrispondenti a quelli ricordati per la cisti precedente di fig. 42. La porzione centrale del residuo citoplasmatico è occupata da una massa informe, subomogenea, tinta in roseoviolaceo (fig. 43). Nelle figure 43 e 44 le spore sono figurate soltanto in piccola parte.

Una quinta cisti solitaria ho riprodotto in sezione nella figura 44 B, con parte delle sue spore. Queste ultime, pur sempre ovoidi, misurano circa 12  $\mu$  in lunghezza e 3  $\mu$  o poco più in larghezza. Possiedono ciascuna quattro grossi nuclei ricchi in cromatina ancora organizzata in rapporto a una recente mitosi. La massa citoplasmatica residua contiene pochi grossi corpi cromatoidi <sup>1</sup>) spugnosi o scavati da grandi alveoli, e inoltre parecchi piccoli granuli cromatoidi, spesso ordinati a formare brevi catenelle (fig. 44 B e 46). Consimili catenelle trovai anche nella cisti di figura 42. È probabile

<sup>1)</sup> Uno di essi è molto grosso, misurando  $\mu$  8,8 in spessore (fig. 44 B).

che le catenelle rappresentino frammenti dei corpi cromatoidi trascinati da correnti citoplasmatiche.

Una sesta cisti solitaria è riprodotta in sezione nella figura 47. Anch' essa, come le altre quattro, mostra un lume indice d'un liquido intracistico, e una massa citoplasmatica residua. I diametri di questa (55 e 45  $\mu$ ) non superano quello di un trofozoite adulto. Detta massa è scavata al centro da un'ampia vacuola ovale, lunga 30  $\mu$ , larga 20  $\mu$ , onde in un piano ottico si può scorgere la massa citoplasmatica in forma di anello, spesso circa  $\mu$  13,5 (fig. 47). Le spore sono già provviste quasi tutte di otto nuclei, e disposte tutto attorno alla massa: parecchie anzi se ne sono già staccate, e qualcuna è pure uscita dalla cisti attraverso a soluzioni di continuo della parete e dell' invoglio sinciziale. Nell'ampia vacuola della massa citoplasmatica non vi sono spore.

La massa citoplasmatica, pur sempre ad ampie maglie, e a limite ben definito, contiene parecchi granuli ematossilinofili e ancora alcuni nuclei di varia dimensione: ne contai 29. Parte di questi nuclei sono riprodotti nelle figure 47 e 48. Hanno forma per lo più sferica, e misurano in diametro da  $\mu$  2.25 a  $\mu$  3,5. Spesso sono avvolti da un'areola di citoplasma omogeneo (fig. 49 e 50) trattenuta alle maglie della massa che li include. Una medesima areola citoplasmatica omogenea può avvolgere due o tre nuclei vicini. Detti nuclei sono disposti sia presso la superfice periferica della massa citoplasmatica (fig. 50), come presso il margine della vacuola centrale (fig. 47, 48, 49), ovvero profondamente immersi nella massa citoplasmatica reticolata. La loro cromatina è omogenea, e scavata da ampie vacuole o da un'unica vacuola, grande quasi quanto il nucleo, sicchè la cromatina appare in gran parte distesa contro la membrana.

Almeno per una parte di questi nuclei, probabilmente per i più piccoli, mi pare possa escludersi che siano destinati a degenerare, e ammettere invece che siano nuclei ritardatari, indici di una non completata produzione di spore. Invero in un punto della periferia della massa citoplasmatica trovai una spora ancora uninucleata, già riconoscibile per la forma allungata, sebbene essa sia un po' piegata: una delle sue estremità occupa una corrispondente concavità della superfice della massa citoplasmatica. Il suo nucleo è ricco di cromatina molto compatta, verosimilmente in rapporto ad attività mitotica (fig. 50). Si tratta di una spora formata in ritardo.

Le spore ottonucleate misurano all'incirca 10  $\mu$  in lunghezza e 5  $\mu$  in massima larghezza. Sono fusiformi a punte ottuse. I nuclei,

spessi circa  $\mu$  1,5, sono quasi sempre distribuiti in due gruppi di quattro ciascuno presso le due estremità (fig. 47 e 48), e appaiono spiccatamente alveolari, ripetendo così la struttura dei nuclei compresi nella massa citoplasmatica residua. Soventissimo appaiono reniformi (fig. 51), con la concavità rivolta verso la periferia della spora, ma tale forma devesi probabilmente interpretare come la sezione ottica di un corpo globoide dotato di una rientranza laterale: invero non pochi nuclei appaiono tondeggianti, forse in rapporto a una diversa posizione rispetto all' occhio dell' osservatore (fig. 48).

Altre due cisti solitarie meritano ancora d'essere ricordate. Sono poste accanto, ma nettamente separate. In una di esse la massa citoplasmatica residua è ancora ben definita nella forma, nella struttura, e mostra degl' inclusi ematossilinofili affatto corrispondenti ai grossi corpi e ai granuli della cisti delle figure 47 e 48. Nella seconda la massa citoplasmatica è quasi del tutto colliquata, ma vi si riconoscono ancora assai bene i grossi corpi e i granuli ematossilinofili. In quest' ultimo caso non si può più parlare di nuclei ritardatarì ancora viventi.

Entrambe le cisti contengono parecchie spore ottonucleate, più acuminate ai poli nella seconda che nella prima, ma pel resto identiche a quelle delle figure 47 e 48. Nella prima cisti, un po' meno avanzata nella sporulazione, si trova qualche rara spora ritardataria, così in una di esse si contano cinque nuclei, tre dei quali alquanto più grossi, e destinati a suddividersi (fig. 52).

Se ora si confronta la spora ottonucleata della figura 48, e indubbiamente riferibile a Monocystis pareudrili, con quelle delle figure 16, 17 e 18, ricordate sopra a pag. 215 nella descrizione di Rhynchocystis Hessei, si riconosce giustificato il dubbio, altrove espresso, nel riconoscere le sporocisti di quest'ultima specie. Ha forse importanza la piccola differenza, in forma e grandezza, fra i nuclei della spora della figura 48 e quelli delle cistospore delle figure 16, 17, 18? Ho notato effettivamente una forma prevalentemente tondeggiante o (in sezione) reniforme dei nuclei delle spore ottonucleate delle cisti solitarie di Monocystis pareudrili; ma è essa permanente? non rispecchia forse essa uno stadio della telofasi? D'altra parte va notato che mentre le spore delle figure 16 e 17 sono poste rispettivamente al 14º e 15º segmento dell'ospite, dove forse la Monocystis pareudrili non giunge, quella della figura 18 si trova invece in una cisti del 12º, nel quale segmento detta specie può effettivamente trovarsi.

Ma più dubbia ancora sarà la distinzione, in seno alla stessa specie *Monocystis pareudrili*, fra sporocisti ottonucleate e spore <sup>1</sup>) ottonucleate, malgrado la differenza essenziale nella natura della cromatina.

Le dimensioni delle varie spore mi apparvero su per giù uguali, nè potei distinguere delle "macrospore" e delle "microspore" quali distinse Léger (1897) in *Lithocystis Schneideri* Giard.

Come per i gameti così per le spore (agamiche) ho cercato di riconoscere il loro numero in una cisti. Nella cisti della figura 40 esse sono 286, nella cisti delle figure 43 e 44 A le spore uninucleate sono 229, mentre in quella della figura 44 B non si contano che 133 spore ottonucleate. Non è da escludere che una parte di queste ultime sia già uscita dalla cisti.

Quanto alla massa citoplasmatica residua della Gregarina si notano alcune differenze in rapporto alla diversità dei prodotti periferici — gameti o spore da incistamento solitario — nel periodo finale della produzione. La massa citoplasmatica gametogena è provvista di corpicciuoli cromatoidi (ematossilinofili) non molto grossi (al più  $\mu$  1,5) — es. quelli della figura 27 — e disposti prevalentemente attorno alla regione centrale della massa medesima (fig. 25 e 26). La massa citoplasmatica produttrice di spore da incistamento solitario contiene, oltre a granuli distribuiti senza ordine, anche dei corpi cromatoidi voluminosi (µ 2,25 a 3,5 e perfino 8,8) alveolari o spugnosi, che corrispondono probabilmente a nuclei degeneranti (fig. 42, 43, 44 B, 46), e si mostrano ancora, almeno in parte, quando la massa citoplasmatica è quasi del tutto disfatta. Detti corpi cromatoidi pare diano luogo, disgregandosi, a delle brevi catenelle di granuli (fig. 46), che nelle masse citoplasmatiche gametogene non m'è riuscito di trovare.

# Diagnosi e distinzione dalle specie congeneri.

Da questa lunga descrizione della *Monocystis pareudrili* è opportuno ricavare i caratteri più salienti atti a formulare una diagnosi confrontabile con quelle delle specie congeneri riferite da Labbé (1899) e da Hesse (1909).

Monocistidea di piccola mole, i cui trofozoiti misurano al massimo  $60~\mu$  in diametro. Forma subsferica. Mancano ornature epicitarie. Nucleo sferico o sub-



<sup>1)</sup> V. sopra a pag. 234.

tondeggiante, provvisto di un solo cariosoma. Riproduzione per anisogamia e per via asessuata, nel secondo caso con produzione di spore in seguito ad incistamento solitario. Trofozoiti contenuti in linfociti, raramente liberi nella cavità del corpo dell'ospite. Cisti più frequenti nei sacchi seminali dell'ospite.

Ospite: Pareudrilus pallidus Cogn. del M. Ruwenzori.

Per un complesso di caratteri forniti dalla forma del corpo, dall'assenza di ornature epicitarie (rughe,? produzioni piliformi, ecc.) e di granuli di paramylon del tipo solito ovoide o sferico, oltrechè per altre particolarità di minore importanza o difficilmente controllabili, Monocystis pareudrili è ben distinta dalle specie congeneri.

I nuovi esempî forniti dalla Rhynchocystis Hessei e dalla Monocystis pareudrili avvalorano vieppiù gli asserti di Léger e Dubosco (1909) "que l'anisogamie souvent peu visible est cependant très génerale chez les Monocystidées" (p. 28), e che essa "est la règle chez les Grégarines" (p. 124). Tuttavia anche nelle due specie suddette, come nelle altre monocistidee in cui essa è già nota per gli studî di Brasil (1905 e 1905—1906) e per le osservazioni di Léger e Dubosco (1909, p. 27), l'eterogamia è ancora lungi dall'essere così spinta come nelle dattiloforidee, gregarine parassite di miriapodi chilopodi, in cui i gameti maschili sono piccolissimi rispetto ai femminili, e dotati di un nucleo condensato.¹)

Monocystis pareudrili è particolarmente interessante perchè fornisce esempio sicuro d'incistamento solitario seguito da produzione di spore che giungono almeno a diventare ottonucleate, e probabilmente fino a produrre otto sporozoiti al pari delle sporocisti propriamente dette. <sup>2</sup>) L'incistamento solitario delle Monocistidee è poco noto nei fenomeni che l'accompagnano, e specialmente nel suo significato. Schellack trattò recentemente questo argomento in un articolo "Über die solitare Encystierung bei Gregarinen" (1908), citando casi osservati da varî autori. Léger e Dubosco (1909, p. 28) aggiunsero alcune considerazioni, ma senza giungere a conclusioni importanti. Hesse (1909, p. 92) avendo osservato incistamenti solitarî

<sup>1)</sup> Cfr. Léger e Dubosco 1909, ubi liter. Recentemente Mulsow (1911, p. 33) ha osservato l'assenza di anisogamia in *Monocystis rostrata*, parassita nei sacchi seminali e regioni vicine di *Lumbricus terrestris*.

<sup>2)</sup> Vedasi sopra a pag. 234.

in Monocystis agilis Stein, dichiara che essi gli apparvero "toujours suivis de dégénérescence". Occorrono ancora nuovi dati onde poter ammettere cicli digenetici nelle Monocistidee. Se ciclo digenetico esiste nella Monocystis pareudrili il determinismo dell' uno o dell' altro tipo di riproduzione dipende assai probabilmente da cause intrinseche anzichè dalle condizioni ambienti. Invero le cisti solitarie e le cisti copulative si trovano, entro ai sacchi seminali, nell' identico mezzo. E mi pare poco probabile che la gametogenesi sia soltanto l'effetto della presenza di due individui in una cisti anzichè di uno solo.

# Monocystis thamnodrili n. sp.

Monocystis sp. nec nom. Cognetti 1906, p. 181, tav. I fig. 14.

Trovai alcuni anni or sono pochi trofozoiti di questa specie nella cavità celomica della regione preclitelliana di un esemplare adulto di Rhinodrilus (Thamnodrilus) incertus Cogn. (fam. Glossoscolecidae, subfam. Glossoscolecinae), proveniente da Tulcan nell' Ecuador. Alla descrizione dell'oligochete aggiusi, in un breve paragrafo (1906, p. 181), pochi caratteri della Monocystis, accompagnandoli con le figure dei tre esemplari più completi (tav. I fig. 14a, b, c). Un confronto con le altre Monocystis di Oligocheti, assai agevolato dall'importante lavoro di Hesse (1909), mi ha indotto ultimamente a considerare i pochi trofozoiti suddetti quali tipi di una nuova specie, sia pure pel solo carattere della loro forma.

#### Descrizione dei trofozoiti.

Le figure 53 A, B, C sono la riproduzione, a ingrandimento un po'maggiore di quelle sopra ricordate. Da esse risulta che i trofozoiti hanno forma oblunga ovale, essendo muniti ai due poli di un prolungamento conico, flessibile, di varia lunghezza. I due prolungamenti di ogni trofozoite sono ben distinti fin dalla base, e terminano in punta sottile, di aspetto e struttura uguale in entrambi. Riporto qui alcune misure dei tre esemplari figurati:

Trofozoite	Lunghezza	Larghezza massima	Lunghezza del nucleo	Larghezza del nucleo	Diametro del cariosoma				
A	u 900	μ 82	µ 50	μ 25	μ 14				
В	1200	166	67	30	15				
C	1300	300	50	20	17				

L'epicito è formato da una sottile lamina jalina provvista di una leggera striatura longitudinale visibile in sezione ottica. Il sarcocito, anch' esso sottile e jalino, è un po' più sviluppato all' apice dei prolungamenti (fig. 54). Il miocito non è riconoscibile. L'entocito, finamente granuloso, si presenta uguale sia nel corpo che nei prolungamenti dei trofozoiti.

Il nucleo, ovoide, è ravvicinato ad uno dei poli del corpo, ed è provvisto di un solo cariosoma sferico, scavato da piccole vacuole.

Torino, aprile 1911.

### Opere citate.

- Auerbach, M. (1910): Die Cnidosporiden. Eine monographische Studie. Leipzig 1910. Brasil, L. (1905): Recherches sur la reproduction des Grégarines Monocystidées. Arch. Zool. exp. (4) T. 3 p. 17—38, tav. 2.
- (1905—1906): Nouvelles recherches sur la reproduction des Grégarines Monocystidées. Arch. Zool. exp. (4) T. 4 p. 69—99, tav. 9 e 10.
- (1909): Documents sur quelques Sporozoaires d'Annélides. Arch. f. Protistenk. vol. 16 p. 107—142, tav. 7—10.
- BÜTSCHLI, O. (1889): Protozoa. in: Bronn's Tierreich.
- (1906): Beiträge zur Kenntnis des Paramylons. Arch. f. Protistenk. vol. 7 p. 197—228, tav. 8.
- Cecconi, J. (1902): De la sporulation de la "Monocystis agilis" Stein. Arch. d'anat. microsc. T. 5 p. 122-140, tav. 5.
- COGNETTI DE MARTIIS, L. (1906a): Gli Oligocheti della regione neotropicale. Parte II.

  Mem. R. Accad. d. Sci. Torino (2) vol. 46 p. 147—262, 2 tav.
- (1906b): Lombrichi di Madagascar e dell'isola Riunione. Boll. Musei Torino vol. 21 No. 537, 9 pag.
- (1907 a): Ricerche anatomiche e istologiche sull'apparato riproduttore del genere
   Kynotus. Atti R. Accad. d. Sci. Torino vol. 42, 15 pag., 1 tav.
- (1907 b): Nuovi Eudrilini del M. Ruwenzori. Boll. Musei Torino vol. 22 No. 559.
- (1909): Lombrichi del Ruwenzori e dell'Uganda; in: S. A. R. il Principe Luigi Amedeo di Savoia, Duca degli Abruzzi. Il Ruwenzori. Parte scientifica, vol. I. Zoologia e Botanica, p. 358—414, 4 tav. Milano, Hoepli.
- (1910a): Contributo alla conoscenza della fecondazione negli Oligocheti. Atti R. Accad. d. Sci. Torino vol. 45, 16 pag., 1 tav.
- (1910b): Ricerche sulla distruzione fisiologica dei prodotti sessuali maschili. Mem. R. Accad. d. Sci. Torino (2) vol. 61 p. 293—354, 2 tav.
- COMES, S. (1907): Untersuchungen über den Chromidialapparat der Gregarinen. Arch. f. Protistenk. vol. 10 p. 416-438, tav. 19 e 20.
- Cuénot, L. (1901): Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. Arch. de Biologie T. 17 p. 581—652, tav. 18—21.
- Hesse, E. (1909): Contribution à l'étude des Monocystidées des Oligochétes. Arch. Zool. exp. (5) T. 3 p. 27-301, 105 fig. e tav. 1-7.
- HOFFMANN, R. (1908): Über Fortpflanzungserscheinungen von Monocystideen des Lumbricus agricola. Arch. f. Protistenk. vol. 13 p. 139—166, tav. 9.
- LABBÉ, A. (1899): Sporozoa. in: Das Tierreich. 5. Lief.
- LANG, A. (1901): Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere.2. Aufl. Protozoa. Jena, Fischer.
- Léger, L. (1897): Contribution à la connaissance des Sporozoaires parasites des Echinodermes. Étude sur le Lithocystis Schneideri. Bull. Sci. France Belg. T. 30 p. 240-264, tav. 11-13.
- Leger, L. e Dubosco, O. (1909): Études sur la sexualité chez des Grégarines. Arch. f. Protistenk. vol. 17 p. 19—134, tav. 1—5.



- LÜHE, M. (1904): Bau und Entwicklung der Gregarinen. I. Teil. Die Sporozoiten, die Wachstumsperiode und die ausgebildeten Gregarinen. Arch. f. Protistenk. vol. 4 p. 88—198.
- LYNDHURST DUKE, H. (1910): Some Observations on a New Gregarine (Metamera schubergi nov. gen. nov. spec.). Quart. Journ. of micr. Sci., n. ser., vol. 55 p. 261—286, tav. 15 e 16.
- Michaelsen, W. (1900): Oligochaeta. in: Das Tierreich. 10. Lief. Berlin, Friedländer.
- MINCHIN, E. A. (1903): The Sporozoa. in: RAY LANKESTER, A Treatise on Zoology. Part I, second fascicle. Black, London.
- Mulsow, K. (1911): Über Fortpflanzungserscheinungen bei Mohocystis rostrata n. sp. Arch. f. Protistenk. vol. 22 p. 20—55, tav. 2—6.
- PARHLER, FR. (1904): Über Morphologie, Fortpflanzung und Entwicklung von Gregarina ovata. Arch. f. Protistenk. vol. 4 p. 64-87, tav. 5 e 6.
- PROWAZEK, S. von (1902): Zur Entwicklung der Gregarinen. Arch. f. Protistenk. vol. 1 p. 297-305, tav. 9.
- Rosa, D. (1896): I linfociti degli Oligocheti. Mem. R. Accad. d. Sci. Torino (2) vol. 46 p. 149—178, 1 tav.
- Schellack, C. (1908): Über die solitäre Encystierung bei Gregarinen. Zool. Anz. vol. 32 p. 597-609.
- Schewiakoff, W. (1894): Über die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. vol. 58 p. 340-354, tav. 20-21.
- Schneider, A. (1875): Contribution à l'histoire des Gregarines des Invertébres de Paris et de Roscoff. Arch. Zool. exp. T. 4 p. 493—604, tav. 16—23.
- Schnitzler, H. (1905): Über die Fortpflanzung von Clepsidrina ovata. Arch. f. Protistenk. vol. 6 p. 309-333, tav. 16 e 17.
- Schuberg, A. e Kunze, W. (1906): Über eine Coccidienart aus dem Hoden von Nephelis vulgaris (Herpobdella atomaria), Orcheobius herpobdellae nov. gen. nov. spec. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 4. Jahresvers. p. 233—250.
- WOLTERS, M. (1891): Die Conjugation und Sporenbildung bei Gregarinen. Arch. f. mikr. Anat. vol. 37 p. 99—138, tav. 5—8.

# Spiegazione delle tavole.

Quasi tutte le figure venuero eseguite facendo uso di un'ottima camera Nachet, e mantenendo il disegno al piede dello stativo; soltanto per le figure 1, 3, 7, 9 mi valsi di una camera chiara Abbe della ditta Kobistka mantenendo il disegno all'altezza del preparato. Sistema ottico d'ingrandimento sempre allungato a 160 mm. Adoperai le seguenti combinazioni di obbiettivi ed oculari:

Obb. apocromatico Zeiss 1,5 imm. omog. e ocul. comp. 8 Koristka: fig. 1.

Obb. apocromatico Zeiss 1,5 imm. omog. e ocul. comp. 4 Zeiss: fig. 3, 4, 7, 8, 10, 11, 19, 20, 21, 22, 23, 24.

Obb. apocromatico Zeiss 1,5 imm. omog. e ocul. comp. 8 Zeiss: fig. 2, 5, 6, 12, 14, 15, 16, 17, 18, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 38, 39, 41, 45, 46, 48, 49, 50, 52.

Obb. apocromatico Zeiss 1,5 imm. omog. e ocul. comp. 18 Zeiss: fig. 9, 51.

Obb. acromatico Koristka C e ocul. comp. 4 Zeiss: fig. 53.

Obb. acromatico Koristka 4 e ocul. comp. 4 Zeiss: fig. 13, 25, 26, 37, 40, 42, 43, 44, 47.

Obb. acromatico Koristka 8\* e ocul. comp. 4 Zeiss: fig. 54.

Le figure 40 e 41 sono ricavate da un preparato tinto col bleu di toluidina, le figure 53 e 54 da un preparato tinto coll'emallume di Mayer, le rimanenti figure da preparati tinti coll'ematossilina al cloralio seguita da soluzione acquosa di eosina.

#### Rhynchocystis Hessei n. sp.

Fig. 1. Sezione longitudinale di un giovane trofozoite (indiv. C della tabella a pag. 208). × 1600.

Fig. 2. Sezione longitudinale di un giovane trofozoite (indiv. A della tabella a pag. 208); l'entocito non è rappresentato. X 1900.

Fig. 3. Sezione longitudinale di un trofozoite adulto (indiv. P della tabella a pag. 208). × 800.

Fig. 4. Trofozoite adulto visto superficialmente (indiv. L della tabella pag. 208); le rughe epicitarie sono semichematizzate. × 900.

Fig. 5. Sezione trasversa della tromba di un giovane trofozoite (indiv. D della tabella a pag. 208). × 1900.

Fig. 6. Sezione trasversa del corpo dello stesso trofozoite della figura 5.  $\times$  1900.

Fig. 7. Sezione quasi longitudinale del corpo di un trofozoite adulto (indiv. R della tabella a pag. 208); la direzione antero-posteriore è indicata dalla freccia. × 800.

Fig. 8. Zona del corpo d'un trofozoite adulto (indiv. N della tabella a pag. 208). × 900.

Fig. 9. Sezione trasversa della regione periferica del corpo del trofozoite della fig. 8.  $\times$  2800.



- Fig. 10. Tromba e porzione anteriore del corpo del trofozoite della fig. 7 viste superficialmente.  $\times$  900.
- Fig. 11. Sezione trasversa della base della tromba del trofozoite della fig. 8. × 900.
- Fig. 12. Apice della tromba di un trofozoite adulto visto di lato (indiv. M della tabella a pag. 208). × 1900.
- Fig. 13. Cisti impigliata in un intreccio di briglie connettivo-muscolari della cavità del corpo vista in sezione. × 360.
  - Fig. 14. Granuli di paramylon e zigote della cisti della fig. 13. X 1900.
  - Fig. 15. Zigoti bi-e uninucleati della cisti della fig. 13. × 1900.
- Fig. 16. Spora ottonucleata forse riferibile a Rhynchocystis Hessei, ricavata da una cisti del 14º segmento. × 1900.
- Fig. 17. Spora ottonucleata, forse riferibile a Rh. Hessei, ricavata da una cisti del 15º segmento. × 1900.
- Fig. 18. Spora ottonucleata, forse riferibile a Rh. Hessei, ricavata da una cisti del 12º segmento. × 1900.

#### Monocystis pareudrili n. sp.

- Fig. 19. Sezione di un giovane trofozoite contenuto in un linfocito ameboide, linf. (indiv. A della tabella a pag. 219). × 900.
- Fig. 20. Sezione di un trofozoite adulto avvolto da un sincizio di linfociti ameboidi, linf.; pe. = peritoneo (indiv. F della tabella a pag. 219). × 900.
- Fig. 21. Sezione trasversa di un trofozoite adulto avvolto da un sincizio di linfociti ameboidi, linf. (indiv. E della tabella a pag. 219). × 900.
- Fig. 22. Trofozoite adulto libero, ??? dotato di un ciuffo di produzioni piliformi (indiv. G della tabella a pag. 219). L'entocito non é raffigurato. × 900.
- Fig. 23. Contorni dei due sizigiti, A e B, di una cisti, e nucleo di uno di essi all'inizio della divisione mitotica.
- Fig. 24. Sezione trasversa dei due sizigiti di una cisti. Per uno di essi l'entocito è raffigurato solo in parte (p =parete della cisti).  $\times$  900.
- Fig. 25. Sezione trasversa di una cisti passante pel centro del sizigite a gameti poliplasmatici. × 360.
- Fig. 26. Sezione trasversa della cisti della fig. 25 passante pel centro del sizigite a gameti oligoplasmatici. × 360.
- Fig. 27. Porzione della massa centrale (m.) del sizigite di fig. 25 con citoplasma attiguo provvisto di granuli cromatoidi ematossilinofili. × 1900.
- Fig. 28. Porzione periferica del sizigite di fig. 25, con la sottile membrana cistica e due nuclei (n.) dell'invoglio sinciziale. X 1900.
  - Fig. 29. Porzione periferica del sizigite di fig. 25 e 27. × 1900.
  - Fig. 30. Porzione periferica del sizigite di fig. 26. × 1900.
- Fig. 31. Porzione periferica di un sizigite a gameti poliplasmatici simile a quello della fig. 25. × 1900.
- Fig. 32. Gameti poliplasmatici prodotti dal sizigite di fig. 31 visti di lato. × 1900.
- Fig. 33. Gameti poliplasmatici prodotti dal sizigite di fig. 31 visti dal poloapicale. × 1900.
  - Fig. 34. Due fusi cariocinetici del sizigite della fig. 36. × 1900.
- Fig. 35. Cellule madri di gameti oligoplasmatici poste alla periferia del sizigite di fig. 36. × 1900.

Fig. 36. Porzione periferica di un sizigite a gameti oligoplasmatici simile a quello di fig. 30, con una cellula madre (c.) di gameti e due gameti compresi in un alveolo.  $\times$  1900.

(Le fig. 31-36 sono ricavate da una cisti che non è la stessa delle fig. 25-30.)

Fig. 37. Sezione d'una cisti solitaria contenuta nel 13° segmento, avvolta da un sincizio (sin.) di fagociti; accanto ad essa un fagocito libero (fag.).  $\times$  360.

Fig. 38. Porzione periferica dell'individuo contenuto nella cisti di fig. 37. × 1900.

Fig. 39. Nucleo con spirema dell'individuo di fig. 37 e 38. × 1900.

Fig. 40. Sezione di una cisti solitaria a spore uninucleate.  $\times$  360.

Fig. 41. Due spore libere della cisti di fig. 40. × 1900.

Fig. 42. Sezione di una cisti solitaria a spore uninucleate. X 360.

Fig. 43. Sezione della cisti della fig. 44 A. × 360.

Fig. 44. Sezione di due cisti solitarie attigue: A a spore uninucleate, B a spore tetranucleate. Le spore sono figurate soltanto in parte. × 360.

Fig. 45. Porzione periferica dell' individuo della cisti di fig. 44 A, con corpi cromatoidi nelle maglie citoplasmatiche e due spore uninucleate. × 1900.

Fig. 46. Porzione periferica dell'individuo della cisti di fig. 44 B. X 1900.

Fig. 47. Sezione d'una cisti solitaria a spore ottonucleate, circondata da un invoglio sinciziale e connettivo. Nel lume cistico un linfocito (linf.).  $\times$  360.

Fig. 48. Porzione dell'individuo della cisti di fig. 47. X 1900.

Fig. 49. Nucleo ritardatario prossimo alla superfice della vacuola dell'individuo di fig. 47 e 48. × 1900.

Fig. 50. Nucleo ritardatario prossimo alla superfice periferica dell'individuo di fig. 47 e 48; accanto ad esso una spora ritardataria uninucleata. × 1900.

Fig. 51. Sezione trasversa di una spora ottonucleata della cisti di fig. 47. × 3500.

Fig. 52. Spora ritardataria ricavata da un'altra cisti solitaria a spore ottonucleate. × 1900.

#### Monocystis thamnodrili n. sp.

Fig. 53. A, B, C. Tre trofozoiti. × 48.

Fig. 54. Apice del prolungamento minore del trofozoite C della fig. 53. × 480.



# Descrizione d'una nuova Gregarina *Policistidea* parassita d'un Oligochete.

Pel

Dr. Luigi Cognetti de Martiis, Aiuto al R. Museo di Anat. Comp. di Torino.

(Con la tavola 11.)

Le Gregarine trovate finora nel corpo degli Oligocheti appartengono tutte quante alla legione delle Monocistidee. 1) Riferisco in questa nota un primo caso di Policistidea parassita di un Oligochete. L'ospite è il Kynotus Pittarellii Cogn., interessante lombrico dell'isola di Madagascar da me descritto alcuni anni or sono (1906, 1907). Dissecando sotto la lente un esemplare adulto di questa specie vi trovai, al 13º segmento, 2) alcuni esemplari d'una grossa Gregarina, che per la forma allungata e la spiccata metameria del suo corpo ritengo debba riferirsi al genere Taeniocystis fondato pochi anni fa da Léger (1905). Sfortunatamente non mi fu dato di trovare che un solo stadio, quello di trofozoite, 3) ma questo è già abbastanza bene caratterizzato per modo da permettermi d'istituire una nuova specie che dedico al noto zoologo dell'Università di Grenoble, al quale esprimo la mia gratitudine per alcuni suggerimenti espressimi con squisita cortesia.

# Taeniocystis Légeri n. sp.

Ho raccolto sei soli esemplari, cinque dei quali completi, e li ho colorati parte con emallume di MAYER, parte con carmino boracico.

17

<sup>1)</sup> Cfr. Doflein 1909, p. 714.

<sup>2)</sup> In questo segmento sono posti gli ovari.

<sup>3)</sup> Cfr. Minchin 1903, p. 156.

L'esemplare maggiore pendeva nella cavità celomica dell'ospite dalla superfice di un ovario, un esemplare era libero affatto, gli altri erano compresi nello spessore del dissepimento 12—13, ciascuno entro una capsula cistiforme percorsa da capillari sanguigni.

L'esemplare maggiore (fig. 1) misura mm 1,6 in lunghezza, ed ha un diametro massimo di mm 0,283. 1) Appare leggermente curvato ad S. Tale curvatura si ritrova più accentuata negli altri esemplari, sopratutto in quelli compresi nel dissepimento 12—13 (fig. 2 e 3). La forma del corpo è a credere sia cilindrica; ai due estremi il diametro è un po'attenuato. L'estremo cefalico o protomerite è, nei cinque esemplari completi, arrotondato, così pure l'estremo caudale, ma con curva un po'più stretta in rapporto a una minor larghezza. Nessun esemplare è provvisto di epimerite.

Il carattere della segmentazione del corpo è assai manifesto. Il numero dei segmenti varia da 16 a 19. Tra un segmento e l'altro è spesso riconoscibile una lieve strozzatura. Le sporgenze riprodotte ai lati dei segmenti 11° e 13" dell'esemplare di fig. 1 credo siano prodotte dall'azione del fissatore (alcool). I segmenti appaiono accorciati alle due estremità del corpo, massime all'estremo cefalico o protomerite, che è costituito da 2 o 3 segmenti.

Pur disponendo di un numero scarso di esemplari ho potuto notare che il numero dei segmenti non sembra crescere proporzionalmente alle dimensioni dell'animale, come ebbe a notare Légen (1906) in *Taeniocystis mira*, in cui v'è "relation constante entre la taille ou l'âge et la segmentation" (p. 318). Ne da prova la tabella seguente.

Trofozoite	Lunghezza	No. dei segmenti	Posiz. dei nucleo	Diametro del nucleo	Diametro del cariosoma					
A (fig. 2) B (fig. 3) C D E (fig. 1) F <sup>2</sup> )	μ 700 950 1300 1520 1600 ?	19 19 18 16 16	10° 8° 10° 7° 10° 8°-ultimo	μ 55 50 e 82 92 87 62 50 e 66	μ 23 7 e 20 42 25 25 25					

Da questa tabella risulta pure non essere assolutamente costante la posizione del nucleo rispetto ai segmenti: lo stesso fatto già notò Léger (1906) in Taeniocystis mira.



<sup>1)</sup> Questo esemplare essendo conservato assieme agli altri in un preparato microscopico permanente va tenuto calcolo, considerando il diametro del corpo, di una possibile deformazione causata dalla pressione del coprioggetti.

<sup>2)</sup> Esemplare incompleto, privo dell'estremo cefalico.

Non avendo avuto sott'occhio esemplari viventi nulla posso dire sui movimenti di *Taeniocystis Légeri*, se non che essa può contrarsi più o meno in forma sigmoide, come appare dalle figure 1, 2, 3. Il primo segmento cefalico conserva la forma arrotondata anche quando aderisce ad un organo dell'ospite: l'adesione è probabilmente ottenuta mediante una secrezione da parte della Gregarina.

L'epicito è sottilissimo, e mostra una fina ornatura in forma di tenui strie longitudinali (fig. 4 e 5). Non ho potuto distinguere nè sarcocito nè miocito.

L'entocito mostra differente struttura secondo che lo si osserva nei segmenti del protomerite o altrove. Nei primi appare addensato in piccoli grumi irregolari, laddove nei segmenti che seguono appare con struttura granulosa.

I granuli di paramylon (Bütschli 1906) sono sferici od ovoidi (fig. 5): sembra manchino nella regione cefalica. Il loro diametro raggiunge gli 8  $\mu$ . Non ho potuto riconoscere con certezza altri inclusi citoplasmatici.

Il citoplasma cefalico è forse differenziato in rapporto ad una funzione secretrice più spiccata, per la quale si produrrebbe una materia vischiosa atta a trattenere la Gregarina alla superfice degli organi con i quali essa viene a contatto. Ho appunto ricordato sopra che l'esemplare più grosso si presenta col protomerite attaccato alla superfice di un ovario. Un differenziamento del citoplasma cefalico o protomeritico in grumi o grossi granuli è già stato ricordato in *Porospora gigantea* da E. van Beneden (1871, p. 342 e tav. fig. 28 e 29) e da Léger e Duboscq (1909, p. 104). Questi due ultimi autori osservarono nei trofozoiti adulti (sporadins) di detta specie una pseudometameria del citoplasma causata da pieghe trasverse, talvolta marcate al punto da simulare dei veri setti ma non permanenti, e suscettibili di spostarsi "en se propageant comme des ondes" (p. 105 e fig. 19 e 20 a p. 106).

I setti delle Taeniocystis sono invece permanenti. In Taeniocystis Légeri appaiono subjalini, e la loro permanenza è rivelata fra altro dalla loro distribuzione regolare, specialmente alle due estremità del corpo (fig. 2 e 3). Come in Taeniocystis mira Lég. così anche in Taeniocystis Légeri possono presentarsi alcuni setti intersegmentali disposti col loro piano non normalmente all'asse principale del corpo, oppure variamente ondulati o curvi in mediocre misura.

Il nucleo ha forma tondeggiante od ovoide, talora alterata per effetto del liquido fissatore che ha determinato delle pieghe nella membrana. Nei sei esemplari che potei osservare il nucleo è

Digitized by Google

localizzato in un solo segmento, ma non escludo che esso possa presentarsi disposto attraverso a un setto, come potè osservare Léger (1906, p. 312) in *Taeniocystis mira*. Il segmento contenente il nucleo non è sempre lo stesso, ma è sempre situato nella regione mediana del corpo.

Trovai in cinque esemplari un solo grosso cariosoma rotondo provvisto di qualche alveolo; nel sesto esemplare 1) è presente in più un piccolo cariosoma anch' esso alveolare. Per le dimensioni rimando alla tabella sopra riferita.

I pochi caratteri che ho potuto trarre dall'esame dei trofozoiti sono sufficenti per distinguere la mia nuova specie dalla Taeniocystis mira Léger, che fra altro è di dimensioni alquanto minori ed ha un habitat differente: essa è parassita nell'intestino medio di larve del dittero Ceratopogon solstitialis Winn. raccolte a Cavalière nel dipartimento del Varo, in un piccolo pantano vicino al Mediterraneo. La deficenza di materiale mi ha impedito di mettere a confronto l'epimerite delle due specie e inoltre i loro fenomeni riproduttivi e di sviluppo.

Taeniocystis Légeri si distingue pure dalla specie brevemente descritta e figurata da R. Greeff (1885, p. 452 e tav. 14 fig. 35) sotto il nome Gregarina annulata, che forse converrebbe mutare in Taeniocystis annulata (Greeff). Invero quest' ultima specie, parassita intestinale dell' Alciopide Rhynchonerella fulgens Greeff del golfo di Guinea, è provvista di un nucleo ovoide che occupa in lunghezza tre segmenti dell' animale, come risulta dalla figura.

Recentemente Lyndhurst Duke (1910) ha istituito un nuovo genere per una Gregarina parassita nell' intestino di Glossiphonia complanata L. (Clepsine sexoculata) raccolte a Heidelberg e a Cambridge, e di Hemiclepsis marginata raccolte a Heidelberg. Questa Gregarina, distinta col nome Metamera Schubergi, ha il corpo allungato e diviso da setti in epi-, proto-, e deutomerite. "At the posterior end of the deutomerite there are often present indications of further subdivision of the body, and occasionally as many as three complete segments are seen" (p. 266). Si tratta dunque di forma affine a Taeniocystis. Ciò nondimeno le Taeniocystis finora note possiedono, almeno allo stato di trofozoite adulto, un numero di segmenti sensibilmente maggiore.



<sup>1)</sup> L'esemplare B della tabella a pag. 248.

# Diagnosi di Taeniocystis Légeri n. sp.

Gregarina policistidea a "sporadins di forma allungata, viventi isolatamente, con protomerite e deutomerite segmentati. Epimerite? Protomerite a citoplasma differenziato. Lunghezza dell'adulto 700 a 1600  $\mu$ . Cisti? Sporocisti?

Habitat. — Celoma di Kynotus Pittarellii Cogn. (Oligochete).

Località. — Moramanga, Madagascar.

Torino, aprile 1911.

# Opere citate.

- Beneden, E. van (1871): Recherches sur l'évolution des Grégarines. Bull. Acad. roy. Sci. Belgique (2) vol. 31 p. 325—359, 1 tav.
- Bütschli, O. (1906): Beiträge zur Kenntnis des Paramylons. Arch. f. Protistenkde. vol. 7 p. 197—228, tav. 2.
- Cognetti de Martis, L. (1906): Lombrichi di Madagascar e dell'isola Riunione. Boll. Musei Torino vol. 21 No. 537, 9 pag.
- (1907): Ricerche anatomiche e istologiche sull'apparato riproduttore del genere Kynotus. Atti R. Accad. d. Sci. Torino vol. 42 p. 1138—1150, 1 tav.
- Doplein, J. (1909): Lehrbuch der Protozoenkunde. Fischer, Jena.
- Greeff, R. (1885): Über die pelagische Fauna an den Küsten der Guinea-Inseln.

  Z. f. wiss. Zool. vol. 42 p. 432-458, tav. 12-14.
- LEGER, L. (1905): Un nouveau type cellulaire de Grégarine à cytoplasme métamérisé. C. R. Acad. Sc. Paris Tome 140 p. 524—526.
- LEGER, L. (1906): Etude sur Taeniocystis mira Léger, grégarine métamérique.

  Arch. f. Protistenkde. vol. 7 p. 306-329, tav. 12 e 13.
- LÉGER, L. e Duboscq, O. (1909): Etudes sur la sexualité chez les Grégarines. Arch. f. Protistenkde. vol. 17 p. 19—134, tav. 1—5.
- LYNDHURST DUKE, H. (1910): Some Observations on a New Gregarine (Metamera schubergi nov. gen., nov. spec.). Quart. Journ. of Micr. Sci. (n. ser.) vol. 55 p. 261—286, tav. 15 e 16.
- Minchin, E. A. (1903): The Sporozoa, in: Ray Lankester, A Treatise on Zoology.

  Part I, second fascicle. Black, London.

# Spiegazione delle figure.

Tutte le figure furono eseguite facendo uso di una camera Nachet. Per le fig. 4 e 5 mi valsi dell'obbiettivo apocromatico Zeiss 1, 5 combinato coll'oculare compensatore 4 di Zeiss.

#### Tavola 11.

#### Taeniocystis Légeri Cogn.

- Fig. 1. Trofozoite adulto (E della tabella a p. 248). X 42.
- Fig. 2. Trofozoite adulto incluso in una capsula cistiforme (A della tabella a p. 248). × 140.
- Fig. 3. Trofozoite adulto incluso in una capsula cistiforme (B della tabella a p. 248). × 140.
- Fig. 4. Parte dell'estremo cefalico o protomerite di un trofozoite adulto vista superficialmente (individuo C della tabella a p. 248).  $\times$  900.
- Fig.: 5. Striatura dell'epicito di un trofozoite (individuo F della tabella a p. 248) vista in prossimità d'una lacerazione della parete del corpo. Sono figurati alcuni granuli [di paramylon.  $\times$  900.

Nachdruck verboten. Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Zoologischen Institut zu München.)

# Über eigenartige Körperformen von Amoeba proteus.

 $\nabla_{on}$  Dr. Karl Gruber.

(Hierzu 4 Textfiguren.)

In der Systematik der Amöben wird im allgemeinen für jede Amöbenart — z. B. A. proteus, A. verrucosa, A. polypodia, A. limax usw. - neben der Körpergröße eine charakteristische Bewegungsäußerung, die in Form von Pseudopodienbildung bei der Beschreibung den Mangel an bleibender Gestalt ersetzt, angenommen, .ferner eine bestimmte Konzentration des Plasmas und vor allem eine charakteristische Dichte der Oberfläche. Wenn auch in der Mehrzahl der Fälle jede Amöbenart sich nach den angegebenen Richtungen hin fest charakterisieren läßt, so findet man doch ziemlich häufig bei ein und derselben Art ganz abweichende Formen, die lange beibehalten werden können und leicht zu Verwechslungen Anlaß geben. Wer sich einmal eingehender mit A. proteus beschäftigt hat, wird des Öfteren die Beobachtung gemacht haben, daß die Art des Fließens bei verschiedenen Individuen sich oft sehr abweichend verhält. Manche Tiere strömen sehr rasch, wobei fast ihr ganzes Entoplasma in breitem Strom nach vorn schießt, während andere nur einen ganz dünnen Axialstrom aufweisen; wieder andere Exemplare besitzen zähflüssiges Entoplasma und ihr Strömen geht langsam und träge vor sich. Weit augenfälliger noch sind aber die abweichenden Formen, die Rhumbler 1) in seinen Kulturen fand, nämlich sehr langgestreckte Amöben von Wurmform, ohne seitliche Pseudopodien, die nach allgemeiner Größe, Farbe, Körnchenreichtum und Konzentration des Plasmas ganz der A. proteus glichen. Wegen des Fehlens der für A. proteus typischen seitlichen Pseudopodien bezeichnete sie Rhumbler als Wanderformen einer A. spec., wahrscheinlich von A. proteus. Es handelte sich hier wohl sicher um Individuen der A. proteus, denn ich konnte in meinen Kulturen häufig, und zwar

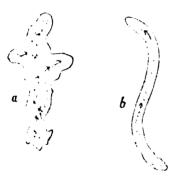


Fig. 1. a gewöhnliche, b wurmförmige Wanderform von A. proteus.

über Stunden hinaus, derartige Wanderformen beobachten (Fig. 1b), die bei Überbringen in ein neuesKulturwasser dann gewöhnlich ihre Wurmform aufgaben und seitliche Pseudopodien aussendeten.

Neben diesen wurmähnlichen Individuen fanden sich jedoch häufig in meinen A. proteus-Kulturen noch verschiedene andere eigenartige Formen. Bekanntlich bewegt sich die A. proteus so vorwärts, daß sie, am Boden festhaftend, in bestimmter Richtung strömt, und zwar meist mit einem das Innere

des Weichkörpers durchziehenden Axialstrom, während die Randpartien ruhig bleiben. Vom Hauptstrom zweigen von Zeit zu Zeit Nebenströme ab, die zur Pseudopodienbildung führen und bei starker Ausbildung die Rolle des Hauptstroms übernehmen können (Fig. 1a).

Ich möchte hier nicht genauer auf die Theorien der Amöbenbewegung eingehen, die vor allem von Rhumbler 2) weitgehend ausgebaut wurden, sondern behalte mir die genaue Prüfung derselben an A. proteus für eine ausführliche Arbeit vor. Das Hauptergebnis der Rhumbler'schen Untersuchungen besteht darin, daß die Amöbenbewegung einen ständigen Umwandlungsprozeß von Ento- in Ectoplasma und rückwärts von Ecto- in Entoplasma zur Grundlage hat, während die bewegende Kraft in Spannungs- oder Druckdifferenzen der Oberfläche zu suchen ist. Während bei Amöben mit flüssiger Oberfläche das Movens im Wechsel der Oberflächenspannung zu suchen ist (z. B. bei Pelomyxa), wirkt bei Amöben mit gelatinierter,

<sup>1)</sup> L. RHUMBLER: Zur Theorie der Oberflächenkräfte der Amöben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 83 1905 p. 5.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>) L. Rhumbler: Physikalische Analyse der Lebenserscheinungen usw. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 7 1898. — l. c. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 83.

häutiger Oberfläche der Wechsel des Gelatinierungsdruckes als treibende Kraft (z. B. bei A. verrucosa). Es kann aber auch die Verfestigung der Oberfläche eine so große werden, daß gar kein Druck mehr ausgeübt wird und erst die Zufuhr von Wasser zu expansiver Quellungsspannung führt, die dann die Grundlage der Bewegung der betreffenden Amöbe bildet (A. terricola). Der starke Unterschied in der Konsistenz der Oberflächenschicht bedingt natürlich auch einen bedeutenden Unterschied in der Bewegungsäußerung. Als zwei große Gruppen unterscheidet hier Rhumbler Amöben mit und Amöben ohne rückläufige Randströme, wobei sich die ersteren bei den Amöben mit flüssiger, die zweiten bei denen mit häutiger Oberfläche finden. Doch stellt schon Rhumbler fest, daß sich diese beiden großen Gruppen nicht scharf voneinander trennen lassen, sondern daß da, wo sich sonst einfache Vorderströme finden, hier und da rückläufige Randströme zeigen usw. Auch in meinen Kulturen fanden sich bei ein und derselben Art, bei A. proteus, die verschiedensten Übergänge. Zeigten z. B. die wurmförmigen Wanderindividuen, wie schon Rhumbler beobachtete, rückläufige Randströme, so vermißte man diese wieder bei anderen Exemplaren, während wieder andere wenigstens den Ansatz zur Bildung einer Rückströmung der Randpartien machten. Der Grund für diese Erscheinungen ist darin zu suchen. daß die Konsistenz der Oberflächenschicht bei ein und derselben Amöbenart je nach dem Zustand des umgebenden Mediums (Kulturwasser) wechselt, wie ich hier an einigen weiteren Beispielen aus meinen Kulturen zeigen möchte. Bringt man Exemplare von A. proteus, vor allem Formen mit verzweigten Pseudopodien, in ein anderes Kulturwasser, so nehmen in manchen Fällen die vorher normalen Pseudopodien ein knolliges Aussehen an, indem sich, besonders in den Hauptpseudopodien, kugelige Ausbauchungen der Plasmaröhre bilden (s. Fig. 2a). Das Strömen des Plasmas geht nicht mehr in der gleichen, ruhigen Weise vor sich, wie vordem, sondern es schiebt sich körnchenreiches Entoplasma nach vorn und treibt dabei das Pseudopodium kugelig auf wie eine Gummikappe, die man auf das Ende einer Glasröhre setzt und aufbläst. Mit einem Male tritt am Vorderrand der Kugel an einer Stelle hvalines Plasma in Form eines feinen Fingers aus, durch einen engen Spalt folgt Entoplasma nach und es bildet sich wieder eine neue Röhre, indem das ausgetretene Plasma an der Außenseite fester wird, den axialen Strom einschließt und sein Vorwärtsdringen hindert, wodurch es wiederum zu einer Kugelbildung kommt und dasselbe Spiel sich wiederholt (Fig. 2b). Ganz Ähnliches kann man öfters beobachten, wenn man eine abgekugelte A. proteus aus wenig günstigem in günstiges Medium bringt. Es fängt dann nicht die Wand an, sich allmählich zu Pseudopodien auszubauchen, sondern an einer oder mehreren Stellen bricht zuerst Ecto-, dann Entoplasma durch die feste Wand durch. Die ursprünglich feste Hülle wird dann auf diese Weise langsam ihres Inhaltes beraubt, indem das Entoplasma ausläuft, während der Plasmamantel immer mehr zusammenschrumpft, um endlich nach dem Hinterende zu in das zirkulierende Plasma einbezogen oder als schopfartiger Anhang mitgeschleppt zu werden (Fig. 2c). In beiden Fällen handelt es sich um denselben Prozeß, um eine Art von Pseudopodienbildung, die verwandt ist mit der Erscheinung der "eruptiven" Pseudopodien, die Rhumbler<sup>1</sup>) an A. blattae und Pelomyxa beobachtet hat. Doch ist die Entstehungsursache für die beiden eben beschriebenen Fälle eine verschiedene. Im ersten Fall (Fig. 2au. b) kommt



Fig. 2. a u. b "Knollen"-Pseudopodien bei A. proteus. c "eruptive" Pseudopodien bei länger abgekugeltem Exemplar. d aus der Kugelform (c) ausgeflossener neuer Amöbenkörper.

eine in gutem Zustand befindliche Amöbe aus gutem Kulturwasser in ein neues Wasser, das durch irgendwelchen in ihm enthaltenen Stoff eine mehr als gewöhnlich verfestigende Wirkung auf die Plasmaoberfläche ausübt, — es kommt zu der eben beschriebenen Knollenbildung in den Pseudopodien. Im zweiten Falle (Fig. 2 c) hatte sich eine Amöbe in schlechterem Medium längere Zeit in totalem Reizustand, völliger Abkugelung befunden. Da nun, wie wir später sehen werden, die Festigkeit der Plasmaoberfläche mit der Dauer der Einwirkung des umgebenden Mediums zunimmt, bei der kugligen Amöbe aber immer dieselben Plasmateile an der Oberfläche

<sup>1)</sup> l. c. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 7.

liegen, so hatte sich hier ein ziemlich fester Mantel gebildet. Beim Übersetzen in ein günstiges Medium hört nun der völlige Reizzustand auf, es stellt sich eine Affinität gewisser Plasmateile zur Umgebung ein, die bei einer Amöbe mit flüssigerer Oberfläche in allmählich sich ausbauchenden Pseudopodien zum Ausdruck käme. Hier in diesem Falle vermag jedoch die Wand nicht so ohne weiteres nachzugeben und sich auszubauchen, sondern leistet Widerstand, bis sie von dem nach außen drängenden Entoplasma an einer oder mehreren Stellen durchbrochen wird, das dann nach den bekannten Regeln für Amöbenbewegung auszuströmen beginnt und einen neuen Körper mit weniger fester Oberfläche bildet (Fig. 2d).

Die Ursache der Verfestigung der äußeren Plasmaschicht ist ohne Zweifel in dem Einfluß des umgebenden Mediums zu suchen. Nachdem schon Wallich 1) und nach ihm A. Gruber 2) die Ansicht vertreten haben, daß das Plasma durch Berührung mit dem umgebenden Wasser an der Oberfläche zu einer festeren Schicht erstarre, diente Rhumbler 8) in seiner Theorie der Amöbenbewegung dieses Verhalten als Erklärung einer Reihe von Erscheinungen. Bei der Verfestigung der Oberflächenschicht handelt es sich um eine Wechselwirkung von Plasma und umgebendem Medium, denn einmal wird ie nach chemischer Zusammensetzung des Protoplasmas eine verschieden starke Verfestigung der Oberfläche durch das umgebende Wasser eintreten, andererseits aber wird die wechselnde Beschaffenheit des Kulturwassers ihren Einfluß ebenfalls in verschieden starker Verhärtung des Außenplasmas geltend machen, und dies auch, falls es sich um ein und dieselbe Amöbenart von ein und derselben Plasmazusammensetzung handelt. So konnte ich experimentell auch künstliche Verfestigung der Oberflächenschicht erzielen, die über die für A. proteus gültige Norm hinausging, indem ich Individuen dieser Art in verschieden starke Zuckerlösungen brachte. wenigen Minuten zeigte sich eine deutliche Knollenbildung an den Pseudopodien, genau so, wie sie oben bei zufälligen Befunden beschrieben wurden (Fig. 2 a u. b). Es kommt also anscheinend der Zuckerlösung ein verfestigender Einfluß auf die Plasmaoberfläche zu, eine Fähigkeit, das Plasma an den Berührungsflächen mit der Lösung zu starker Gelatinierung zu bringen, eine Erscheinung, die

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>) Wallich: Ann. and mag. of nat. hist. Vol. 11, 12 (1863) u. 13. Cit. aus A. Gruber (1886).

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>) A. Gruber: Die Frage nach dem Bestehen verschiedener Plasmaschichten usw. Bd. 6 Nr. 1 1886.

<sup>3)</sup> L. RRUMBLER: l. c. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 7

bei Anwendung der verschiedensten anderen Lösungen — leichte Säuren oder Basen, Alkohol usw. — nicht beobachtet werden konnte.

Neben dem Einfluß der Zusammensetzung des äußeren Mediums spielt bei der Bildung der Oberflächenhaut vor allem die Dauer der Einwirkung eine große Rolle. Je länger das Ectoplasma dem gelatinierenden Einfluß der Umgebung ausgesetzt ist, desto fester wird seine Konsistenz. Das sehen wir sehr deutlich an dem passiv mitgeschleppten Hinterende von A. proteus, das, ähnlich wie es Rhumbleb für Pelomyxa beschreibt, ein schopfförmiges Aussehen zeigt und das, je länger es, wenn die Amöbe in einer Richtung weiter kriecht, unverändert bleibt, um so fester und starrer wird. Diese je nach der Dauer der Einwirkung des äußeren Mediums verschieden starke Gelatinierung der äußeren Plasmaschichten dient Rhumbler 1) mit als Erklärung der Bewegung von Amöben mit häutigem Ectoplasma. Frisch vortretende Pseudopodien zeigen immer weit flüssigeres Ectoplasma als ältere und ebenso ist das Ectoplasma einer kriechenden Amöbe am Vorderende weit flüssiger als an den weiter hinten gelegenen Partien; durch die auf diese Weise entstehenden Spannungsdifferenzen nun, die in den Geleisen von Sol- und Gelbildung hin und her laufen, wird das Bewegungssystem der Amöbe inszeniert. Bei Steigerung der gelatinierenden Wirkung durch die Dauer des äußeren Einflusses ist es notwendig, daß ein Ecto-Entoplasmaprozeß vorhanden ist, d. h. daß das stark gelatinierte Ectoplasma wieder in das Körperinnere einbezogen und verflüssigt wird, da sich sonst sehr bald maximal verändertes Ectoplasma auf der ganzen Körperoberfläche ausbreiten und eine Bewegung verhindern müßte. Aus diesem Grunde führt Rhumbler die Häutung, die Grosse-Allermann<sup>2</sup>) bei A. terricola beobachten konnte, auf diese Konsequenz der maximalen Erstarrung zurück, denn tatsächlich hat ja A. terricola ein außerordentlich stark gelatiniertes Plasma.

Die im Folgenden zu beschreibenden eigenartigen Formen von A. proteus verdanken ihre Entstehung nun ebenfalls einer sehr lang dauernden gelatinierenden Einwirkung des umgebenden Mediums. Ich fand eines Tages in einer größeren Kultur eine Anzahl Individuen, bei denen der Hauptteil des Körpers keine Besonderheiten, meist typische Limax-Form zeigte und typische Kriechbewegung erkennen ließ, während das Hinterende zu einem außerordentlich

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>) L. Rhumbler: Die verschiedenartigen Nahrungsaufnahmen bei Amöben. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 30–1910.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>) Grosse-Allermann: Studien über Amoeba terricola Grebp. Arch. f. Protistenk. Bd. 17 1909 p. 203—257.

langen und dünnen, geißelartigen Fortsatz ausgezogen war. Die Geißel bestand anscheinend nur aus Ectoplasma, d. h. sie enthielt so gut wie keine lichtbrechenden Körnchen, zeigte eine außerordentliche Festigkeit und war scharf gegen den übrigen Amöbenkörper abgesetzt. Bei einer dieser Formen enthielt dieser geißelartige Anhang die regelmäßig funktionierende pulsierende Vacuolen. Irgendwelche Strömung, Bewegungserscheinung oder deutliche Formveränderung war innerhalb des Anhanges nicht zu bemerken (Fig. 3).



Fig. 3. Geißelartige, ectoplasmatische Anhänge bei A. proteus.

Leider konnte ich Entstehung und Schicksal dieser eigenartigen Gebilde nicht ganz verfolgen, doch läßt sich für die Entstehung unschwer eine Erklärung geben. Man sieht, wie schon erwähnt, häufig, daß bei A. proteus das Hinterende als starrer, entoplasmaarmer oder -freier Schopf passiv nachgeschleppt wird. Hier in unserem Falle ist aller Wahrscheinlichkeit nach ein sehr lang ausgezogenes Pseudopodium einer vorher relativ ruhigen pseudopodienreichen Amöbe durch plötzlich einsetzende energische Kriechbewegung nach einer Richtung zum Hinterende geworden. Das in einem langen dünnen Pseudopodium nur spärlich enthaltene Entoplasma war rasch abgeflossen, indem es durch den von hinten nach vorn wirkenden Gelatinierungsdruck ausgepreßt wurde, während die ectoplasmatische Wand infolge des geringen Durchmessers des Pseudopodiums durch und durch starr geworden war und zwar auf die ganze Ausdehnung des Pseudopodiums, das sich infolge der fortschreitenden

Gelatinierung vom abfließenden Körper weg immer mehr in die Länge gezogen hatte. Infolge dieser intensiven Erstarrung konnte der ein schopfartiges Hinterende darstellende Anhang nicht mehr in den Amöbenkörper einbezogen werden und die fortdauernde Gelatinierung führte zu einer immer schärferen Absetzung gegenüber dem zirkulierenden Plasma. Daß in einem Falle die pulsierende Vacuole im Anhang verblieb und nicht im Körper neu entstand, ist auf zwei Gründe zurückzuführen. Es war, wie schon erwähnt, die Gelatinierung anscheinend sehr rasch erfolgt und dabei die Vacuole gegenüber dem übrigen Körper abgeschlossen worden. Zweitens aber entsteht, wie Metcalf 1) beobachten konnte, bei A. proteus die Vacuole mit Vorliebe immer wieder an ein und derselben Stelle an der Grenze der Innenfläche des Entoplasmas. So ist es erklärlich, daß bei der Unbeweglichkeit des Plasmas im Anhang die Vacuole immer in ihm und zwar immer wieder an derselben Stelle



Fig. 4.

Amoeba proteus mit abgeschnürtem ectoplasmatischen Anhang (2 Nahrungsvacuolen).

neu entstand, während andererseits diese Erscheinung darauf schließen läßt, daß trotz der scharfen Absetzung doch ein reger Stoffaustausch zwischen dem zirkulierenden Körperplasma und dem ruhigen Plasma des Anhangs bestand. Wie schon erwähnt, konnte ich das Schicksal der Geißelanhänge nicht bis zum Schluß verfolgen, doch ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß sie sich bei fortdauernder Erstarrung immer mehr gegen das übrige Körperplasma absetzten und schließlich abgestoßen wurden. Ich schließe dies aus einer Beobachtung an einer A. proteus derselben Kultur, die ebenfalls einen starren, scharf abgesetzten Anhang, allerdings von etwas anderer Form, zeigte, der eine leere und eine mit frischer Nahrung (Flagellaten) versehene Nahrungsvacuole enthielt und der sich anscheinend auch infolge andauernd starker Gelatinierung gebildet hatte. Nach einiger

<sup>1)</sup> Metcalf: Studies upon Amoeba. The Journ. of exper. Zool. Vol. 9 No. 2 1910.

Zeit nämlich, etwa 2 Stunden nach der ersten Beobachtung, hatte sich der Anhang von der übrigen Amöbe abgeschnürt und lag unverändert neben der Amöbe auf dem Boden des Kulturglases (Fig. 4).

Diese wenigen Beispiele zeigen, welch großen Einfluß das umgebende Medium auf die Konsistenz der Amöbenoberfläche ausübt, so daß bei wechselnder Intensität der Erstarrung der äußeren Plasmaschichten bei ein und derselben Amöbenart die verschiedensten Bewegungsformen und eigenartigsten Körperbildungen auftreten können. Andererseits erkennt man aber auch hier wieder, welch eminente Bedeutung für die Amöbenbewegung dem steten Umwandlungsprozeß von Ecto- und Entoplasma zukommt.

(Aus dem Königl. Institut für Infektionskrankheiten zu Berlin und der biologischen Station zu Lunz [Nieder-Österreich]).

# Studien über Protozoen aus einem Almtümpel. II. Parasitische Chytridiaceen in Euglena sanguinea.

Von Dr. **Kurt Nägler**.

(Hierzu Tafel 12.)

Als Fortsetzung der Studien über Protozoen aus einem Almtümpel mag in diesem zweiten Teil ein Fall von Parasitismus von Chytridiaceen in Euglena sanguinea zur Sprache kommen, der sein Analogon bereits in Arbeiten von Dangeard (1895 u. 1900) und CHATTON und Brodsky (1909) hat. Immerhin weichen meine Befunde von denen früherer Autoren in mancher Einzelheit ab und bieten interessante Vergleichspunkte betreffs der Kernphänomene bei den Euglenen mit den Befunden von Haase (1910), so daß eine gesonderte Besprechung geboten erscheint. HAASE war so liebenswürdig, mir einen Teil ihres konservierten und eingebetteten Euglenenmaterials zu Vergleichszwecken zu übersenden. wofür ich ihr auch an dieser Stelle meinen Dank aussprechen möchte.

Mein Material wurde in Petrischalen ausgegossen und durch ständigen Wasserzusatz weiter kultiviert. Neben den Euglenen traten besonders zahlreich die bereits beschriebene Amoeba hartmanni (Nägler 1911) "verschiedene Protococcaceen, Vorticellen, neuerdings eine Chlamydophrys-Art — deren Bearbeitung Herr Schüssler mit übernommen hat — und Centropyxis aculeata, letztere sehr zahl-

reich, auf. Deren Studium soll in weiteren Teilen veröffentlicht werden.

Während sich die Euglenen zu Anfang des Winters fast vollständig encystiert hatten, traten beim Beginn dieses Frühlings wieder zahlreiche vegetative Formen auf. Von einer Sexualität, wie sie Haase (1910) beschrieben hat, habe ich noch nichts bemerkt. Über die Ergebnisse der Untersuchungen in dieser Richtung hin soll weiter unten die Rede sein.

Zunächst mag hier die Beschreibung der Chytridiaceen in den Euglenen Platz finden.

Die jüngsten Stadien der Infektion treffen wir sowohl in vegetativen Euglenen wie in Cysten (Fig. 1—4). Es sind einkernige, amöboide Formen (Fig. 3), deren Kern oft exzentrisch liegen kann. Chatton und Brodsky (1909) legen auf die exzentrische Lage des Kernes bei der in Amoeba limax gefundenen Sphaerita-Art großes Gewicht und wollen sie von der in Euglenen nach Dangeard (1895) beschriebenen Sph. endogena, deren Kern zentral liegt, als neue Art abtrennen. Weiter weisen sie darauf hin, daß nach Dangeard der Kern bei der Art aus den Euglenen eine deutliche Kernmembran und ein zentrales Caryosom besitzen soll. Sie schlagen für diese Art den Namen Sphaerita dangeardi vor, falls es sich wirklich um zwei getrennte Arten handeln sollte.

Meines Erachtens nach handelt es sich weniger um eine scharf ausgeprägte Exzentrizität des Kernes und um eine deutliche Kernmembran, als vielmehr um eine deutliche Kernsaftzone, die sich vom Protoplasma etwas scharf abhebt, wie uns dies von den Kernen der Limaxamöben (nach Nägler 1909) teilweise bekannt ist. Ich wage nicht, hierüber zu entscheiden, zumal ich nach dem weiteren Verlauf der Fragmentation bei der zu beschreibenden Form annehmen möchte, daß es sich um die von Dangeard (1895) beschriebene eventuelle Abart Pseudosphaerita euglenae handelt.

Die Kernteilung stellt sich als einfache Durchschnürung (Promitose Nägler, 1909) dar. Allmählich bilden sich vielkernige Stadien (Fig. 5 u. 6), die zu mehreren in der Wirtszelle liegen und zu Sporangien heran reifen. Die Kernelemente liegen unregelmäßig verteilt in dem plasmodialen Verband und weisen oft hantelförmige Teilungsfiguren neben bröckeligen Zerfalls- und Fragmentationsstadien auf. Die Sporangien mit diesen primitiven Caryosomkernen nehmen runde oder ellipsoide Gestalt an, wie schon Dangeard beobachten konnte.

Der weitere Verlauf der Fragmentation stimmt nun nicht mit Archiv für Protistenkunde. Bd. XXIII.

dem von Dangeard bei Sph. endogena beschriebenen überein, wo sich polyedrische Protoplasmainseln mit je einem Kern bilden, die zu den späteren Zoosporen werden.

Vielmehr bilden sich unregelmäßige plasmodiale Schläuche zunächst im Innern der Wirtszelle, die aber bald die Cystenmembran der Euglenen durchbrechen und hinauswachsen, wie uns Fig. 7 zeigt. Ein stärker vergrößertes Stück eines solchen Schlauches (Fig. 8) zeigt, daß auch hier um kleine Kerne sich Plasmapartien abscheiden, die vielleicht zu den späteren Zoosporen werden. Diese mögen dann am distalen Ende austreten. Der Zerfall eines derartigen Sporangiums wurde noch nicht beobachtet, wohl aber neben Euglenen liegende einkernige, kleine amöboide Stadien, die unzweifelhaft den Ausgangspunkt der Neuinfektion bilden.

Dangeard meint, daß im Falle einer Encystierung einer infizierten Euglene diese, wenn der Kern noch erhalten geblieben ist, vielleicht die Möglichkeit besitzt, die Lebensfähigkeit der Sphaerita-Zoosporen zu überdauern, bis diese "gewissermaßen in ihrem Gefängnis" zugrunde gehen. In unserem Falle ist von dem Kern keine Spur mehr zu sehen und die Euglene selbst scheint dem Untergange geweiht zu sein. 1)

Die Zoosporen sollen sich nach Dangeard weiterhin aneinander legen und zu Cysten copulieren, die nach früheren Beobachtungen des Verf. verschieden gestaltet sein können und wiederum Zoosporen liefern, die dieselbe Struktur besäßen wie die in den Sporangien gebildeten.

Dangeard (1895) beschreibt noch eine weitere Form, die sich von der erstgenannten durch schnellere Fragmentation in sekundäre plasmoidale Massen und durch Aufrollungsstadien unterscheidet. Diese bieten noch am meisten eine Analogie zu dem in Fig. 7 abgebildeten Stadium dar und ich glaube, daß dieses Stadium sich seinen Fig. 9 C, J anschließen wird. Ob es sich dabei um eine neue Art Pseudosphaerita euglenae oder nur um eine Modifikation der typischen Sphaerita endogena handelt, bleibe dahingestellt. Auch Dangeard läßt diese Frage offen. Es müssen erst alle Übergangsstadien vorliegen, ehe wir zu einer vollkommenen Kenntnis dieser interessanten Parasiten gelangen werden. Es wird sich also lohnen, noch weiter-



<sup>1)</sup> Martin (1909) beschreibt einen ähnlichen Fall von Parasitismus von Tachyblaston, einem Infusor in Ephelota, wobei der Parasit zunächst eine zerstörende Wirkung auf das Plasma ausübt, dann tritt Kerndegeneration bei starker Infektion ein.

hin das Vorkommen der Chytridiaceen in Euglenen im Auge zu behalten und dementsprechende Mitteilungen zu veröffentlichen.

Weitere Chytridiaceen, die in Euglenen parasitieren, sind Polyphagus Euglenae Nowakowsky, Chytridium oder Rhizidium Euglenae Dang. und Olpidium Euglenae Dang. Interessant ist auch das Vorkommen von der parasitischen Chytridiacee Olpidium Sphaeritae in Sph. endogena nach Dangeard (1888), also in einem Vertreter derselben Familie.

CHATTON und BRODSKY (1909) geben in ihrer vergleichenden Studie weitere aus neuerer Zeit bekannt gewordene parasitische Chytridiaceen und die bisherigen Resultate der Untersuchung an, so z. B. Blastulidium CH. PÉREZ, Nucleophaga amoebae, Chytridiopsis Schneider.

Über Chytridiopsis socius aus Blaps mucronata haben Léger und Dubosq (1909) gearbeitet. Diese Form bildet Schizonten und ev. Macro- und Microgameten, die zu Dauercysten copulieren. Die systematische Stellung bleibt ungewiß.

Im Zusammenhang mit sexuellen Vorgängen bei Euglena hat HAASE (1910) die Entstehung der Gametenkerne und des Chromatophors aus dem Caryosom beschrieben.

Entgegen den Angaben von Haase (1910) gelangte Caryosom-fragmentation häufig zur Beobachtung, sowohl in normalen Cysten (Fig. 9), wie vor allem bei infizierten Individuen. Derartige Kerne, die der Fragmentation unterliegen, sind in den Fig. 10—13 abgebildet. 1) Die Kerne der infizierten Euglenen degenerieren, wie dies aus den vorhergehenden Abbildungen zu sehen ist. Da ich die angegebenen sexuellen Phänomene nicht beobachtet habe, auch die Entstehung des Chromatophors aus dem Carysom nicht, so möchte ich mich immerhin nur mit einiger Reserve darüber ausdrücken, daß es sich vielleicht dabei um einfache Kernfragmentation handelt.

Auch Hamburger (1911) hat mehrere caryosomale Bildungen im Kern der untersuchten Arten gefunden. Verf. spricht sich über verschiedene Angaben von Haase (1910) sehr skeptisch aus; auch ich habe den Eindruck gewonnen, daß Verschiedenes dringend der Nach-

<sup>1)</sup> Nach Hamburger (1911) soll bei den in Jodalkohol konservierten Tieren sich die Kontur des Kernes häufig in Zipfel ausziehen. Ich habe dies bei mit Sublimatalkohol fixierten Individuen ebenfalls beobachtet und halte es für eine Veränderung, die durch die Wabenwände des augrenzenden Plasmas bewirkt wird und wobei die dünne Kernmembran dem Druck oder Zuge folgt. Jedenfalls handelt es sich dabei nicht um anormale Zustände.

prüfung bedarf, wenngleich ich die Möglichkeit des angegebenen Verlaufs der Sexualitätsvorgänge nicht durchaus bestreiten will. Daß jedenfalls Vorsicht am Platze ist, geht daraus hervor, daß sowohl das von Frau Dr. HAASE mir übersandte Material als auch das meinige mit verschiedenen Protisten verunreinigt war. erwähne hier nur Protococcaceen (Fig. 14), die von einer Schleimhülle umgeben ev. zu Verwechslungen mit den Euglenen-Gameten Anlaß geben könnten, ferner Chrysomonaden (?) (Fig. 15), die in einer Schleimhülle paarweise in Cystenform liegen. Nach meinen Präparaten handelt es sich dabei sicher um Teilungscysten. Auch sind die Abbildungen von Haase gerade betreffs des Auswanderns der jungen Gameten und deren Copulation nicht lückenlos und eindeutig genug, um nun ohne Nachprüfung die angeblich endlich gefundene Sexualität bei den Euglenen hinnehmen zu können, auch wenn Verf. versichert, in vitam eine Copulation der amöboiden Gameten gesehen Es bedarf genauer Klarstellung bei Reinkulturen, ob diese amöboiden Gameten de facto zu den Euglenen gehören.

In der Fig. 16 sind meines Erachtens nach Microsporidien in einer Amöbencyste enthalten. Ich bringe diese Abbildung gerade hier, weil dieser Parasitismus im gleichen Material zur Beobachtung gelangte. Die Erklärung für das neuartige Vorkommen von Microsporidien in Amöben ist darin zu suchen, daß sich in dem Material aus dem Almtümpel mit Microsporidien infizierte Daphnien befanden. Da mag es dann bisweilen geschehen können, daß die Microsporidien auch in andere Wirtsorganismen dringen. Auch hier bietet sich noch ein dankbares Feld der vergleichenden Cytologie. — In einer zuzusammenfassenden Übersicht hat Chatton (1907) die in Daphnien vorkommenden Microsporidien als zu den Gattungen Pleistophora und Gurleya gehörig angegeben. Ich selbst habe nur dieses eine Bild zu Gesicht bekommen und möchte nur das Interesse darauf hinlenken, ohne auf die systematische Zugehörigkeit dieser Microsporidien näher einzugehen.

#### Literaturverzeichnis.

- Chatton, E. (1907): Revue des parasites et des commensaux des Cladocères.
   C. R. ass. franç. avanc. Sci. Paris.
- CHATTON, E. et BRODSKY, A. (1909): Le parasitisme d'une Chytridinée du genre Sphaerita Dangeard chez Amoeba limax Duj. Arch. f. Protistenk. Bd. 17.
- 3) DANGEARD, P. A. (1889): Mémoires sur les Chytridinées. Le Botaniste T. I.
- 4) (1895): Parasites du noyau et du protoplasma. Le Botaniste Fasc. 6.
- (1900): Recherches sur la structure du Polyphagus Euglenae et sa reproduction sexuelle. Le Botaniste T. VII.
- 6) (1902): Recherches sur les Eugléniens. Le Botaniste T. VIII.
- 7) HAASE, G. (1910): Studien über Euglena sanguinea. Arch. f. Protistenk. Bd. 20.
- Hamburger, Cl. (1911): Studien über Euglena Ehrenbergi, insbesondere über die Körperhülle. Sitz.-Ber. der Heidelberger Akad. d. Wiss. 4. Abh. p. 1-22, 1 Taf.
- Keuten, J. (1895): Die Kernteilung von Euglena viridis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60.
- 10) Léger, L. et Duboscq, O. (1909): Sur les Chytridiopsis et leur évolution. Arch. zool. expér. Paris (Notes et Revue) T. I No. 1 p. 9-13.
- 11) Martin (1909): Some Observations on Suctoria. Quart. Journ. Micr. Sci. T. 53.
- Nägler, K. (1909): Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.
- 13) (1911): Studien über Protozoen aus einem Almtümpel. I. Amoeba hartmanni n. sp. Anhang: Zur Centriolfrage. Arch. f. Protistenk. Bd. 22.
- 14) PROWAZEK, S. v. (1903): Kernteilung von Entosiphon. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.

# Tafelerklärung.

. Alle Figuren sind bei Zeiss Imm. 0,2 mm und den Comp.-Oc. 8, 12 oder 18 mit dem Abbe'schen Zeichenapparat entworfen. Die Figuren sind nach mit Sublimatalkohol fixierten Deckglaspräparaten gezeichnet.

#### **Fafel 12.**

- Fig. 1 u. 2. Vegetative Euglenen mit mehrkernigen Stadien des Parasiten imfiziert.
  - Fig. 3. Einkernige Parasitenstadien in der Cyste.
  - Fig. 4-6. Aufeinanderfolgende Stadien der Infektion.
  - Fig. 7. Schlauchförmige Ausbildung des Parasiten in der Cyste.
- Fig. 8. Stärker vergrößertes Stück eines einzelnen Schlauches mit abgegrenzten Plasmapartien um die Kerne herum.
  - Fig. 9. Euglenencyste mit fragmentiertem Caryosom.
  - Fig. 10-13. Caryosomfragmentation.
- Fig. 14. Protococcacee aus dem gleichen Material zu Vergleichszwecken mit den angeblichen Gameten der Euglenen nach Haass.
- Fig. 15. Chrysomonadine (?) aus dem gleichen Material zu Vergleichszwecken mit den angeblichen Gameten der Euglenen nach Haase.
  - Fig. 16. Microsporidien in einer Amöbencyste.

# The Principles of Protistology.

# Ву

## C. Clifford Dobell,

Fellow of Trinity College, Cambridge: Lecturer in Protistology and Cytology at the Imperial College of Science, London, S. W.

Contents.											_		
													Page
Preface													269
The Protista													271
The Protist Individual													272
The Protista and the Cell Theory													274
On "higher" and "lower" Organisms .													
The Protista and the Evolution Theory													
The Interpretation of the Protista													
Literature References													

"We may also here observe, that in our enquiries after any truth, and more especially in regard to the generation of small living creatures, which cannot be examined by the naked eye, we ought not to rely on any tales that are told on these subjects, but on our own experience, and even that not lightly, but by long and unwearied trials and experiments, whereby to come at the truth."

Anton van Leeuwenhoek.

#### Preface.

Some years ago, I began to study the so-called "unicellular" organisms — or Protista, as I prefer to call them — in the hope that I might be able to obtain from them some insight into many problems of biology. I thought then that these organisms — on

account of their peculiar organization — were likely to yield very valuable information regarding many obscure biological phenomena. Now that I have a first-hand knowledge of a large number of Protista, I still hold this view. But I know that they are not going to furnish us with the sort of information which most biologists imagine. They are not going to reveal vital phenomena in a simplified form.

More than one attempt has already been made to weave the knowledge derived from the Protista into the fabric of general biology. To my mind, all these attempts have failed, and they have failed because they have been founded upon an entirely false interpretation of the Protista.

The evolution theory and the cell theory, formulated as they were in the middle of last century, have had a paralysing effect upon the study of the Protista. These theories have forced men to see the Protista from an entirely subjective point of view, and have prevented Protistology from throwing any light upon biological problems in general. So long as the Protista are "primitive unicellular organisms", so long will their biological significance remain unrecognised. The point of view from which they are generally regarded is objectionable, but not sufficiently objective.

Biology is only just beginning to shake itself free from the fetters of last century. Already there is a tendency becoming evident to study things as they are, in preference to speculating upon things which must be, or which ought to have happened. Yet in spite of this, the Protista have been neglected — so far as general biology is concerned. A very great deal is known about them now — far more, indeed, than any one man can ever hope to learn — and yet for general biology they are still where they were fifty years ago, when hardly anything definite was known about them.

The great importance of the Protista — to my mind — lies in the fact that they are a group of living beings which are organized upon quite a different principle from that of other organisms. It may therefore not unreasonably be hoped that a study of them will afford many highly important biological facts for comparison with those derived from the study of the Metazoa and Metaphyta. The Protista offer us, in other words, a new point of view for looking at the phenomena of life.

I have often met with two statements when I have attempted to discuss certain of my views with others. These are: first, that they contain nothing that is really new — that they are simply what

everybody really knows; secondly, that they are merely eccentric — perversions of established truths. Now I have never discussed the whole of my views with anybody. I would therefore ask anybody who adopts either of these positions to read the whole of this paper before he pronounces judgment upon any one part of it. If this is done, I think that my position towards accepted beliefs regarding the Protista will be found to be logically sound. It is not a hastily assumed position, nor an outcome of a natural tendency to iconoclasm, but a position which I have been led to occupy from my own fairly extensive first-hand knowledge of the Protista and of general cytology, supplemented by fairly wide reading.

Many matters dealt with in the following pages could obviously have been expanded to a much greater length. But it has been my aim to treat only of the essential, and consequently I have in many cases sacrificed detail for the sake of brevity. I hope to follow up this analysis with many more detailed analyses of the vital phenomena presented by the Protista. The present paper in largely analytic and destructive: but it is so of necessity for it is useless to attempt to build upon a rotten foundation.

#### The Protista.

It is necessary, before proceeding any further, to explain what I mean by "Protista". I use the term to designate all those organisms which are generally described as "unicellular" — whether they be regarded as animals, plants, or intermediate forms. I do not use the term in its narrower sense, as introduced by HAECKEL (1866). By Protista I mean therefore all those organisms which are now called Protozoa, Protophyta, and Protista in the narrower sense. This is the meaning which Schaudinn gave to the name Protista when he founded the "Archiv für Protistenkunde" in 1902, as a "Sammelstelle für alle Forschungen zur Naturgeschichte der Einzelligen". With the constitution of the group Protista in this sense I hope to deal elsewhere. 1)

I use the word Protistology to designate the science of the Protista. This is the English equivalent of one of the three terms (Protistologie, Protistik, Protistenkunde) introduced by HAECKEL (1866).

I must point out that I use the word Protista merely as a

<sup>1)</sup> I hope soon to publish a paper supplementary to the present one, in which I shall discuss the constitution, classification and probable relation to other organisms, of the group Protista.

label for the group. I use the word because it is already in existence, and it seems to me undesirable to introduce a completely new nomenclature. It must be understood that when I speak of Protista, Protozoa, and Protophyta, I do not attach any significance to the literal meaning of these names: I do not mean to imply that the organisms are in any way "primitive" or "first" forms of life.

I must point out also that the recognition of a group Protista in the sense here given does not in the slightest degree increase the difficulty of classifying organisms — an objection which was more than once 1) urged against HAECKEL'S system. It was urged that whereas certain organisms had a doubtful position among the animals or the plants, by introducing a third group for them the difficulty was in reality increased, as it became necessary to decide whether the doubtful forms were animals, plants, or protists. This objection obviously does not apply to the group Protista as defined above. The only difficulty is to decide whether a given organism possesses the so-called "unicellular" type of organization, or not. The distinction between the Protista and the Metazoa and Metaphyta is that which already exists between the Protozoa and Metazoa on the one hand, and the Protophyta and Metaphyta on the other.

#### The Protist Individual.

An absolutely fundamental point which must be recognized at the outset of our analysis is this: one whole protist individual is a complete individual in exactly the same sense that one whole metazoan individual is a complete individual. Amoeba is an entire organism in just the same sense that man is an entire organism. As far as the concept "individual" can be analysed — and I believe that it is at present unanalysable 2) — it is clear that a protist is no more homologous with one cell in a metazoon than it is homologous with one organ (e. g. the brain or liver) of the latter. Only the cytologist blinded by what he sees through the microscope could ever believe in such a preposterous proposition. Fallopius, Wolff, v. Baer, and the older biologists were prevented from falling into such an error owing to the imperfections of early microscopes. To the man who has not been led astray by the cell theory, this proposition is self-evident.



<sup>1)</sup> Cf. for instance Saville Kent (1880), Vol. 1.

<sup>2)</sup> Cf. Herbert Spencer (1864). "There is, indeed, ... no definition of individuality that is unobjectionable. All that we can do is to make the best practicable compromise." (Vol. I p. 206.)

The idea that a protist is the homologue of one cell in the body of a metazoon is an outcome of the general belief in the cell theory. I shall therefore leave a discussion of this matter until I have analysed the cell theory itself in relation to the Protista. (See next section, p. 274) I would emphasize the fact here, however, that a protist behaves as a whole organism, and not as a part of one, and a metazoon behaves as a whole organism in just the same way, and not as a "colony" or "state" of separate individuals.

The failure to recognize the fact that a protist is a complete organism has led — by way of the cell theory — to a very curious interpretation of the value of a protist individual. It has led to the adoption of a view which is very prevalent — a view which is well expressed by Calkins (1909) as follows: — "Students of the Protozoa and biologists generally (e. g. Bütschli, Weismann, etc.) early called attention to the fact that not the single cell of a protozoön, but the entire succession of cells that may be formed from the period of one conjugation to that of the next, should be compared with the metazoön .... If we could take such an entire succession of cells thus formed from the repeated divisions of a fertilized protozoön, and if at any given period could combine them in one mass of cells, we would have the analogue of a metazoon and would find that the protoplasm represented by the aggregate of cells would manifest the same successive periods of vitality as those of vouth, adolescence and old age in metazoa" (p. 103).

CALKINS, it will be observed, calls this idea a fact, and he is by no means alone in his belief that it is one. Now I must point out that the idea is absolutely erroneous — it is a doubly false analogy.

In the first place, the body of a protozoon it not the homologue of a single cell in the body of a metazoon, 1) and hence the succession of individuals formed from one conjugation to the next is not comparable with a metazoan body any more than a swarm of bees is comparable with an elephant. In the second place, even supposing that this false analogy were correct, it is quite obvious that there is no real parallel between the succession of protozoan "cells" and the body of a metazoon. Let us suppose, for example, that a protozoon undergoes ten successive divisions between one conjugation and the next. The "single-celled" zygote, by repeated divisions, gives rise to 1024 "cells" as a final result. These "cells",

<sup>1)</sup> See next section, p. 274 et seq.

we will suppose, adhere together, so as to resemble the metazoon with which they are to be compared. After the tenth division, the cells are ready to conjugate. That is to say, we now have an organism consisting of 1024 "cells", each of which is a gamete. It may be justly asked, Has anybody ever seen a metazoon which is in the slightest degree like this? Has anybody ever found a metazoon which is composed of nothing but coherent gametes?

It is, to me, almost incredible that a view such as this should have found wide acceptance; yet such appears to be the case. I can only express a hope that future writers will pause and think before they perpetuate this unfortunate misconception.

To my mind, EHRENBERG (1838) — in spite of his incorrect interpretations in matters of detail — was far nearer to the truth when he saw Protista as "vollkommene Organismen", than any more modern biologist, who regards them as analogues of parts of multicellular beings.

## The Protista and the Cell Theory.

Before I can proceed any further, it is necessary to consider the Protista in their relation to the cell theory. This leads me to an analysis of the cell theory itself, for without such an analysis it is impossible to interpret the Protista satisfactorily.

Now the cell theory is almost universally accepted, so that many biologists regard it as a statement of fact rather than a theory. Yet neither the botanist nor the zoologist, as a rule, takes the trouble to analyse the cell theory. It is therefore not surprising to find that the cell "theory" is really partly fact and partly hypothesis. As Sedwick (1894) has very truly said: "There is a want of precision about the cell-phantom, as there is also about the layer-phantom, which makes it very difficult to lay either of them. Neither of these theories can be stated in so many words in a manner satisfactory to every one. The result is that it is not easy to bring either of them to book."

As a statement of what is generally understood by the "cell theory", I will follow Sedgwick and consider what is taught to the student of biology. "We tell him", says Sedgwick (1894, p. 89), "that the cell is the unit of structure, that an organism may consist of a single cell, or of several cells in association with one another: we draw the most fundamental distinction between the two kinds of organism, and we divide the animal 1) kingdom into two great



<sup>1)</sup> And, of course, the vegetable kingdom also.

groups to receive them... We tell him that the various structures present in a protozoon are all parts of one cell, whereas in a metazoon the various parts are composed of groups of cells which differ from one another in structure."

I think this is a fair and objective statement of what most people understand by "the cell theory". I have more than once been told by biologists that such is not a fair statement of their belief<sup>1</sup>): but I have never succeeded in obtaining any other definite (not subjective) statement from them. I say this in order that I may not be hastily accused of tilting against a windmill. For the same reason, I will add the two quotations (from two excellent treatises on the Protozoa) which now follow <sup>2</sup>):

- 1. "So ist die Zelle der Elementarorganismus, das Individuum auf der niedersten Individualitätsstufe... Die einfachsten Organismen, die einfachsten Tiere (Protozoa) und die einfachsten Pflanzen (Protophyta) sind weiter nichts als selbständig und unabhängig lebende Zellen... Die höheren Organismen (Metazoen und Metaphyten) sind Zellenstaaten..." (LANG, 1901, p. 1).
- 2. "In ihrem gesamten Aufbau entsprechen die typischen Protozoen nur einer jener Einheiten, aus denen sich der Körper der vielzelligen Tiere wie aus vielen Bausteinen aufbaut, sie bestehen aus einer einzigen Zelle" (Doflein, 1910, p. 3).

Every teacher of biology knows how difficult it is to define the cell to his pupils in such a way that they learn exactly what constitutes "a cell". It is a most remarkable fact that although this must be known to almost every biologist, yet hardly any attempt has been made either to define or to analyse this difficulty. 3) Now an analysis is not only possible, but quite simple — so far as its general terms are concerned.

The first and most obvious point which analysis brings to light is this. The word "cell" is used for a heterogeneous assemblage of



<sup>1)</sup> BOURNE (1895) says he is "quite certain that the picture which he (Sedowick) draws of the teaching given to every student of biology is a travesty of the truth" (p. 147).

<sup>2)</sup> The "cell theory" is also formulated in similar and very definite terms by Virchow (1858).

<sup>3)</sup> Sedewick (1898) in his Text-book has made an attempt to compass the cell theory in his account of the Protozoa. Sachs (1892, 1895), also, has tried to obviate certain of its difficulties by means of his "energid" hypothesis. Neither of these attempts can be regarded, I think, as an entirely satisfactory solution of the difficulties.

things which are not really homologous with one another. These things fall into three main groups. The name "cell" has been given to:

- (1) a whole organism (e.g. a protist individual);
- (2) a part of an organism (e.g. a liver "cell");
- (3) a potential whole organism (a fertilized egg).

Only those who are blinded by the cell theory could see any real similarity in these three things — apart, that is, from their obvious structural resemblances in certain features.

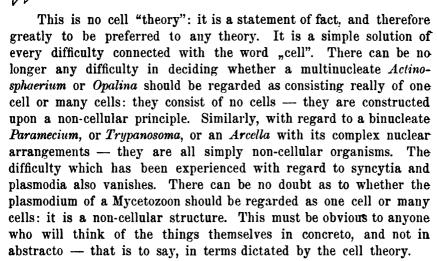
The word "cell" has become so firmly established in biology, that it would be almost impossible to displace it completely. What, then, are we to do, if we wish to retain our present terminology but to escape our difficulties? I think I have arrived at a simple solution of the difficulty — a solution which will meet all present needs, and one which will at the same time avoid all the errors involved in the cell theory. It is as follows:

When we consider living beings as a whole, it is evident that they are all composed of a substance which we call protoplasm (v. Mohl). Now the investigation of an immense number of organisms has brought to light a most important fact, namely, that the protoplasm of a living organism always consists of two elements, a nucleus (or nuclei) and cytoplasm.<sup>1</sup>) The former may possess the most varied forms.

Now in a very large number of multinucleate organisms the cytoplasm is subdivided into a number of definite compartments, each of which encloses a nucleus. These cytoplasmic subdivisions with their enclosed nuclei we may call — following the ordinary usage — cells: and we may say that the organisms themselves display a cellular structure. Very many organisms, however, are uninucleate, binucleate or multinucleate, but show no subdivision of the cytoplasm into compartments containing the nuclei. These organisms may therefore justly be called — when compared with the former group — non-cellular. It is obviously incorrect to call them unicellular, for the cells of cellular animals and plants are subdivisions of whole organisms. Upon this basis, therefore, we may define Metazoa and Metaphyta as organisms possessing a cellular structure: we may define the Protista, on the other hand, as organisms possessing a non-cellular structure.



<sup>1)</sup> Concerning the Metazoa and Metaphyta probably nobody would question this statement. Regarding the Protista, I will so far anticipate a part of what I have to say in a supplementary paper, as to state that I believe there is no real evidence that any non-nucleate forms exist.



The cell theory thus vanishes and can be replaced by facts as soon as we give a definite and objective meaning to the word "cell". That the Metazoa and Metaphyta are organisms composed of cells in much the same way that a house is built of bricks, is not a theory but a fact. Anybody who can use a microscope can easily convince himself that this is so. The theory came in when it was assumed that all living beings are composed of cells — that the Protista consist each of a single cell, the Metazoa and Metaphyta of many cells — that the "unicellular" organism is the analogue of one cell in the body of a "multicellular" organism. For this is what is implied when we use the words "unicellular" and "multicellular". This may perhaps be called a theory, but it is more accurately called a misconception. Yet it is what every student of biology is taught.

The essential difference between the structure of Protista and that of other organisms is properly and objectively expressed when we describe these as cellular, those as non-cellular. The concept "cell", derived from a study of cellular organisms, is a fairly simple one. It is quite clear that the correct antithesis, in the present case, is between cells and not-cells, and not between many cells and one cell — as has hitherto been universally assumed.

An exactly comparable error has been committed in the case of worms. 1) The Nematoda have been described 2) as "unisegmental



<sup>1)</sup> I am indebted to Prof. Sedgwick for kindly calling my attention to this point.

<sup>2)</sup> See Rolleston (1888).

Vermes", as opposed to the Chaetopoda, or "multisegmental Vermes". It is obvious that, as far as segments are concerned, the difference between these two groups is correctly expressed by saying that Chaetopoda are segmented and Nematoda are not segmented; and not correctly stated by saying that the former are multisegmented. the latter unisegmented. A segment is a part of an organism — an entire organism may be segmented or not segmented. It cannot consist of one segment. Similarly, organisms may be called cellular or non-cellular — they cannot properly be contrasted as "multicellular" and "unicellular".

There are many points which still require elucidation before this analysis can be regarded as complete. We have seen already (p. 276) that there are three main categories into which the structures now called "cells" may be separated. We have seen that, as regards two of these, a correct antithesis may be drawn between them in a very simple manner. We may correctly call the structural units of which a Metazoon is composed "cells", and we may call the whole body of a Protist "non-cellular". The third type of thing which is called a "cell" — namely, the fertilized egg — still remains to be considered. Are we to call this a cell — following the customary usage — or not a cell? And how is it with the blastomeres of a developing egg? Are they cells or not cells?

These questions are easily answered. The fertilized egg, before it undergoes cleavage, is not a cell any more than a Protist individual is a cell. It shows no cellular differentiation, but it is a (potentially) complete organism. The blastomeres, on the other hand, are properly called cells. They are parts of a whole. After the first cleavage, the organism as a whole has acquired a cellular structure. It matters not whether there are two blastomeres constituting the whole organism, or two thousand. They are cells in just the same sense that liver-cells and brain-cells are cells.

The fertilized egg itself is not a cell. We speak of it as unsegmented before development, and call its development segmentation. Now the segments into which it divides itself are cells. Therefore, when not segmented it is not cellular. The non-segmented egg cannot correctly be called one cell any more than it can be called one segment. Cells, like segments, are parts of organisms — not whole organisms.

It might perhaps be urged that the first two blastomeres of a developing egg (e.g. of a sea-urchin) can be separated and can then give rise, each of them, to a whole larva: that the early blasto-

meres are, therefore, potential whole organisms just as much as is the egg itself: and that therefore if the egg itself is not a cell, neither are the blastomeres; or conversely, if the blastomeres are cells, so also is the egg. This is, in reality, no contradiction of what I have already said. The blastomeres are, under ordinary conditions, parts of a whole and not whole organisms. When artificially separated they may each produce a whole larva. But this does not indicate that they must be regarded as individual organisms. I can cut a worm into two pieces, and each part will in time produce a whole organism. Yet I suppose nobody will maintain that the original worm should therefore be regarded as really two organisms and not one.

It might be asked — If the fertilized egg is not a cell, what is it? To say that it is not a cell is a mere negation, and does not tell as what it is and what we are to call it if we are not to call it a cell. I would suggest that the egg be called an egg; or, — if this sounds too unscientific — an ovum. To call it an "egg-cell" is unnecessary and undesirable, for it leads to a confusion of ideas.

Similarly, with regard to the Protista, it might be asked, If an Amoeba is not a cell, what is it? If its body cannot be called a cell, what can it be called? It is obvious that an Amoeba can be called an Amoeba, and its body can be called its body (or soma, or the equivalent in any other language which may be preferred). Amoeba has a body in exactly the same sense that man has a body. It is only the cell dogma which makes a man believe that a protist has a body which is the equivalent of one small fraction of his own.

Another question which might be asked is the following: Is the gamete of a metazoon a cell or not a cell? The answer to this question is also obvious. Gametes may be correctly called cells. They are parts of an organism, and not whole organisms — although they become detached from the parent organism when fully formed. In the same way, a leucocyte is a detached cell') — a part of an organism and not a whole organism. In spite of its morphological resemblance to an Amoeba at one stage in its life, the leucocyte is properly called a cell, whilst Amoeba is properly called a non-cellular organism. This correctly defines the difference between the two.

Digitized by Google

<sup>1)</sup> Unconnected, that is to say, by any nervous or protoplasmic union. Of course a leucocyte is still in what may be called "chemical connexion" with the organism to which it belongs.

That there is a real difference, in spite of certain superficial resemblances, I think nobody will deny.

It might be objected, with apparent justice, that an unfertilized egg — which I call a cell — is sometimes able to develop parthenogenetically. The parthenogenetic egg before it begins to develop is therefore a potential whole organism, just as is the fertilized egg — which I call non-cellular. According to my view, therefore, the very same egg is first of all called a cell, and then not a cell — though its structure remains apparently unchanged. Now this again is no real contradiction. Everybody will admit that there is a moment when the gamete ceases to be a gamete and becomes a new individual organism. Yet it is impossible to determine the exact point at which this change occurs. If I say that the gamete (a cell) becomes a potential whole organism with a non-cellular structure, I am only expressing the same fact in different words. No additional difficulty to that which already exists has been introduced.

It is quite obvious that all the confusion in the cell theory has arisen from too wide an application of the word "cell". When we think of the things themselves to which the name has been applied, it becomes clear that a great error has been committed in making the term "cell" too elastic. This has led to a complete confusion of ideas. When the same name can be used for several quite different things - when we can call a whole organism and the thousandth part of an organism by the same name, it becomes obvious that the almost universal misconceptions which now exist regarding the cell were almost inevitable. The cell theory was a great generalization. but a generalization which was merely verbal. Now unless we introduce a completely new terminology - which would be almost impossible at the present moment — it is evident that the remedy for the difficulty lies in restricting the application of the word "cell". This will have to be done before any really clear comparison can be made between the vital phenomena of the Protista and those of other organisms.

The incorrect notion that Protista are "unicellular" was not established in biology without a struggle. The earlier workers upon this group were not all deceived completely by the cell theory—as their followers have been. Claparede and Lachmann (1858), for example, began their "Études" with the following remarks: "On serait tenté de croire que la théorie de l'unicellularité des infusoires n'a plus aujourd'hui qu'un intérêt historique, comme celle de la polygastricité... La théorie de l'unicellularité des infusoires n'a pas

besoin d'être combattue ici plus en détail. L'ouvrage que le lecteur a sous ses yeux n'est qu'une longue protestation contre elle. Chacune de nos pages est un nouveau coupe de hache porté à sa base" (p. 14). It is most interesting to note how more modern biologists, convinced of the truth of the cell theory, and yet finding that it does not exactly fit the Protista, have endeavoured to square their belief with the facts by various subjective subterfuges.

It was v. Siebold (1845) 1) who really introduced the idea that Protista consist of single cells, homologous with single cells in the body of a metazoon. He was anticipated to some extent by Martin BARRY (1843) and RICHARD OWEN (1843). 2) It is interesting to note, however, that the latter considered that the Ciliata could not be properly regarded as simple cells — an account of their high degree of structural differentiation. The ideas of v. Siebold were shared by Kölliker and others, and very soon came to occupy a prominent position in biology. Huxley (1853), nevertheless, clearly saw that there was something wrong in the application of the cell theory to the Protista when he wrote: "It is true, indeed, that the difficulty with regard to these organisms has been evaded by calling them "unicellular" — by supposing them to be merely enlarged and modified simple cells; but does not the phrase an "unicellular organism" involve a contradiction for the cell-theory? In the terms of the celltheory, is not the cell supposed to be an anatomical and physiological unity, capable of performing one function only — the life of the organism being the life of the separate cells of which it is composed? and is not a cell with different organs and functions something totally different from what we mean by a cell among the higher animals?" (Vol. 1 p. 265).

Neither Huxley nor anybody else, however, appears to have seen the real truth about the Protista — that they are non-cellular. Accordingly, we find in the literature some most curious subjective attempts to interpret Protista in terms of cells. Here are some instances:

Perty (1852) regarded the Protista as really "composed of an aggregation of separate cells, none of which have attained their complete development, but remain indistinguishably united with each other". 3)

<sup>1)</sup> Cf. v. Siebold (1849).

<sup>2)</sup> See Bütschli, Vol. 3 for the history of this matter.

<sup>3)</sup> I quote from Saville Kent, Vol. 1 p. 22.

Similarly, we find Gegenbaur (1859) advocating the view that Infusoria should be regarded as cell-complexes rather than as simple cells, though he emphasizes the point that v. Siebold's generalization should be accepted "mit größter Vorsicht" (p. 43).

Stein (1867) also, considered that the Ciliata could not really be regarded as consisting of single cells, but were rather forms greatly modified from original cells. "Die ausgebildeten Infusionsthiere aber wird man immer Anstand nehmen müssen als einzellige Organismen zu bezeichnen, denn sie sind nicht bloß einfach fortgewachsene Zellen, sondern der ursprüngliche Zellenbau hat einer wesentlich andern Organisation Platz gemacht, die der Zelle als solcher durchaus fremd ist" (p. 22).

CARNOY (1884) is content to say of the Protista that "ces petites créatures représentent, en effet, l'epanouissement idéal de la cellule, son plus haut degré de différentiation et de complication" (p. 101). He does not recognize the fact that they are such ideally developed cells that they are not real cells at all.

Finally, we see this kind of obscurantism at its zenith when we find Hickson (1903) saying of a Ciliate that it is "strictly speaking, not unicellular, but bicellular or tricellular, etc., according to the number of micronuclei which it possesses" (p. 394), and when we are told by Prowazek (1910) that: "Die Protozoenzelle... ist in einem gewissen Sinne ein einzelliges Metazoon" (p. 1). Perhaps no better instances than these could be found of a case in which a theory in capable of taking precedence of facts.

Attempts to bring the Protista into line with the cell theory have also been made by R. Hertwig (1902), Gurwitsch (1904) and Doflein (1909). All these workers have realized fully that this is a difficult matter, but they have failed to see why it is so. Their chief difficulty has really been owing to the fact that they assumed the fundamental truth of the cell theory. The inadequacy of this theory had already been pointed out by Whitman (1893) and Sedgwick (1894), though upon different grounds.

So far, I have chiefly confined my attention to pointing out that a Protist is not the homologue of one cell in the body of a metazoon. There is another side to this question, however, which I have not discussed. It is this: Is a metazoon to be interpreted as a colony of "elementary organisms" (i. e. its cells) or not? So far, I have assumed that this question must be answered in the negative. Recent research has shown beyond a doubt, I think, that a metazoon cannot be interpreted as merely a cell colony. It has been truly said by

DRIESCH (1907): "All attempts to conceive the organism as a mere aggregate of cells have proved to be wrong. It is the whole which uses the cells.... or that may not use them" (Vol. 1 p. 28).

Driesch's own work upon experimental morphogenesis has furnished most conclusive proof of the truth of this statement. Mor-GAN'S (1898) 1) work upon regeneration in Planaria also furnishes good evidence that the cells are of secondary importance — the organism acts as a whole and is to some extent independent of its cells. Morgan has shown that when parts of a planarian are cut off, the animal is capable of "regenerating" itself without producing new tissues by cell division. It remodels itself to the correct shape, using only those cells which are already in existence. A number of similar regeneration experiments might easily be quoted. In the Protista, also, regeneration always takes place without the formation of cells. The regeneration phenomena in the Protozoa are now well known from the studies of Hofer, Gruber, Balbiani, Verworn, PROWAZEK, and many other workers.2) It will be unnecessary to quote experiments in detail. F. Lillie's (1902) work upon the egg of Chaetopterus has shown also most clearly that differentiation and development — though to some extent abnormal — may take place without any cells being formed. He has shown that the egg of this worm may be made to develop "parthenogenetically" into a ciliated and otherwise differentiated "larva", without undergoing cleavage. "The process of cell-division, as such, is necessary neither to growth, differentiation, nor the earliest correlations; but it is accessory, in Metazoa, to all three as a localizing factor, often from the earliest stages" (p. 494).

I think there can now be little doubt of the truth of Driesch's remark given above. In the case of plants, Wilson (1906, p. 393) says: "it has been conclusively shown by Hofmeister, De Bary and Sachs that the growth of the mass is the primary factor"); for the characteristic mode of growth is often shown by the growing mass before it splits up into cells, and the form of cell-division adapts itself to that of the mass: "Die Pflanze bildet Zellen, nicht die Zelle bildet Pflanzen" (De Bary). I think Huxley (1853) clearly recognized the truth of the view so happily expressed by De Bary in these words when he wrote of cells that they "are not



<sup>1)</sup> Cf. also Morgan (1901).

<sup>2)</sup> Cf. Doflein (1909) and Wilson (1906) for references.

<sup>.3)</sup> i. e. in development.

instruments, but indications — that they are no more the producers of the vital phenomena than the shells scattered in orderly lines along the sea-beach are the instruments by which the gravitative force of the moon acts upon the ocean. Like these, the cells mark only where the vital tides have been, and how they have acted" (Vol. 1 p. 277).

It may be urged that to restrict the application of the word cell in the way which I have done in preceding pages, is undesirable. I believe this is not so, for a restriction of the word to one definite class of things greatly clarifies our ideas regarding living beings. Moreover, there is a historic justification for the restriction which I propose. The word cell was introduced by Hooke (1665) originally for the structures which I have called cells. 1) The "cells" of the cell theory of Schleiden and Schwann were also the structures to which I restrict the word "cell". It is true that Schwann had the idea that the cell was a kind of individual 2) but that does not affect the fact that "cells" to him were the subdivisions of the animals and plants which are properly called cellular. Schwann did not extend the word "cell" to the Protista. That was a later constituent of the cell "theory".

How is "a cell" to be defined? This is a question which naturally arises, and which still remains to be answered.

The usually accepted definition of a cell 3) is that originated by Leydig and M. Schultze — namely, that "a cell is a mass of protoplasm containing a nucleus". It is quite clear that this definition as it stands includes not only cells properly so called, but also many Protista and the fertilized egg. When a definition is so wide that it can include several quite different things, it is obvious that the generalization which it permits us to make is merely verbal. It makes the really heterogeneous appear homogeneous. The fault lies with the definition, and not with the things themselves. If we add to the Leydig-Schultze definition that the cell is a part of an organism and not a whole organism, we shall have a correct definition. We must also state that a cell is bounded by a membrane or cell wall of some sort. The cell must be defined in terms of the organism, and not the organism in terms



<sup>1)</sup> HOOKE, of course, saw only the cell wall: but he used the word cell to designate the subdivisions into which the tissue was divided,

<sup>2) &</sup>quot;For Schwann, the organism is a beehive, its actions and forces resulting from the separate but harmonious action of all its parts" (HUXLEY 1853, p. 254).

<sup>3)</sup> Cf. Wilson (1906), p. 19.

of the cell. If this had only been universally realized fifty years ago, the existing misconceptions about the cell would never have arisen.

VIRCHOW'S aphorism "omnis cellula e cellula" is obviously inaccurate. The nucleus, certainly — so far as is known — always arises from a pre-existing nuclear structure. But to say that the cell always arises from a pre-existing cell is true only in the same sense that it is true to say that the liver always arises from a pre-existing liver. The fertilized egg is non-cellular, but the organism acquires a cellular structure during development. The cells may appear after the first nuclear division (e.g. in *Echinus*) or not until later (e.g. in *Peripatus*). The time of their appearance in ontogeny is variable.

Several words — such as "cytology", "cytoplasm", etc. — which are now firmly established, offer certain difficulties. None of these difficulties is really insurmountable. "Cytology" may be understood to apply to the study of cells of cellular organisms — as it actually does in practice at the present moment: or it may be interpreted as a mere label for a science, and not taken literally as the study of cells properly so called. Similarly, the word "cytoplasm" may be used as a label for that part of the protoplasm which is not a part of the nucleus — its literal meaning being put aside.

I believe I have now made it quite clear that the truth about the cell theory is this: the various structures called cells certainly exist — but the cell theory is a myth.

It may be contended that my analysis and destruction of the cell theory is a mere matter of words — that everybody really knows the limits of the cell theory, and nobody is really under any delusion regarding the "cell" and its significance except myself. I believe, however, that I have succeeded in showing that the cell theory is itself a verbal generalization only. It is not the organisms which are wrong, but the cell theory. The word "cell" has been extended to too many different things, and has consequently made organisms appear as they are not.

The cell theory must be abolished. It has had its value in directing attention to the minute structure of organisms, especially to their nuclei. Now that is has forced men to regard things as they should be and not as they are, it has not only ceased to be of value but has become positively harmful. Its harmful effects are especially well seen in the case of the Protista. To mention only a few of its consequences, it has made Protista appear as

"simple, elementary organisms", analogous with parts of other forms: and it has made the Metazoa and Metaphyta appear as colonies of elementary organisms, and not as whole organisms. It has also given rise to the erroneous idea 1) that a succession of protist individuals is the analogue of a metazoon. In addition to this, it has made men think that the Protista are going to yield information about the fundamental phenomena of life more readily than the Metazoa and Metaphyta. The real truth is that the Protista are not simpler than other organisms — they are merely differently organized. A correct interpretation of the Protista can never be reached until the cell theory has disappeared. 2)

Although the cell theory is to a large extent accountable for the erroneous views which now obtain regarding the Protista, it is by no means the only obstacle which has to be surmounted. A second and most important obstacle is the belief in the existence of "higher" and "lower" organisms. In the following section, I will attempt to cope with this difficulty.

## On "higher" and "lower" Organisms.

It is almost impossible to read any work dealing with the Protista from a general point of view, without finding them referred to as "lower" organisms. The meaning of this expression is never discussed, 3) but it is universally assumed that certain forms are "higher" than others, and that the Protista are the "lowest" living



<sup>1)</sup> See p. 273.

<sup>2)</sup> Prof. J. B. Farmer has kindly called my attention to the fact that organisms have already been compared as "cellular" and "non-cellular" by Sachs (Lectures on the Physiology of Plants, Eng. trans. 1887). I cannot find any evidence, however, that Sachs applied "non-cellular" to the Protista in the sense in which I have used the word, or that he recognized its significance in regard to these organisms.

<sup>3)</sup> I had already proceeded a considerable way in my analysis when a remarkable paper by Franz (1911) made its appearance. Franz has given a most excellent analysis — as far as it goes — of the "higher and lower" idea. I would refer the reader to the original. I must point out, however, that Franz's paper has in no way influenced what I have to say in the following pages — in spite of many similarities which the reader will notice. My own analysis was almost complete before the publication of Franz's paper, and has been worked out quite independently. With Franz's conclusions I am in complete agreement. I have made use of his paper only in so far as it has enabled me to omit a discussion of many points with which he has dealt quite adequately, and which I should otherwise have been forced to treat in detail in the present analysis.

beings. There can be little doubt that most people, when they use the word "higher", mean "more nearly perfect" or "better" in a not clearly defined sense. As this idea has a most important bearing upon the interpretation of the Protista, it becomes necessary to find out whether "lower" has any really objective meaning. I shall attempt, therefore, to analyse the expression "a lower organism" in order to show whether the Protista should be called "lower organisms" or not.

The belief that certain organisms are in some way "higher" than others appears to be as old as biology itself. It certainly has found expression in countless biological writings since the time of Aristotle. 1) Not merely among modern writers, but among the older ones also, do we find this belief. Among the old writers the belief was usually founded upon the supposed existence of a "scala Naturae" — with man at its top: among the moderns the belief is usually supposed to be founded upon the evolution theory, and finds expression in the construction of a phylogenetic tree — singularly enough, also with man at the top.

In the first place, I will attempt to discover what a modern biologist understands by a "higher" or "lower" organism: but I must point out that I believe most biologists, when they use the words

<sup>1)</sup> The following passages in Aristotle are interesting in this connexion: "Nature proceeds little by little from things lifeless to animal life in such a way that it is impossible to determine the exact line of demarcation, nor on which side thereof an intermediate form shall lie. Thus, next after lifeless things in the upward scale comes the plant, and of plants one will differ from another as to its amount of apparent vitality; and, in a word, the whole genus of plants, whilst it is devoid of life as compared with an animal, is endowed with life as compared with other corporeal entities. Indeed, as we just remarked, there is observed in plants a continuous scale of ascent towards the animal.... And sothroughout the entire animal scale there is a graduated differentiation in amount of vitality and in capacity for motion" (Historia Animalium, 588b). "Plants, again, inasmuch as they are without locomotion, present no great variety in their heterogeneous parts.... Animals, however, that not only live but feel, present a greater multiformity of parts, and this diversity is greater in some animals than in others, being most varied in those to whose share has fallen not mere life but life of high degree. Now such an animal is man. For of all living beings with which we are acquainted man alone partakes of the divine, or at any rate partakes of it in a fuller measure than the rest" (De Partibus Animalium, 656a). "We therefore must not recoil with childish aversion from the examination of the humbler (ἀτιμοτέρων) animals" (ibid. 645a). There are also other passages containing similar expressions. We sometimes find, for instance, that certain organisms are called "more perfect" than others. I would refer the reader to the works themselves.

"higher" and "lower" with regard to organisms, do not possess any clear idea of what they mean by these terms. It is therefore not surprising to find that there are several quite distinct ideas included in the expression "a lower organism". These ideas appear to me to fall into three main groups. I will consider each of these separately.

(1) The phylogenetic category. By "higher" is often meant "more highly evolved" — that is, separated by a greater distance from the original forms of life. For example, mammals are said to be "higher" than fishes because they are supposed to have appeared later in the history of the earth. The degree of separation of forms in time cannot be a real criterion for determining whether one form is "higher" than another: for existing mammals are called "higher" than existing fishes. It is obvious that if the fishes which we now know only as fossils gave rise to the fishes and mammals now living, then the living forms are all separated in time by exactly the same distance from the fossil forms. The degree of separation can therefore be measured only in terms of the amount of structural change which has taken place during the time occupied in descent from a common ancestor. This leads us to the second category (see below).

The difficulty involved in using the terms "higher" and "lower" in a phylogenetic sense is obvious. One has only to look at the ancestral trees constructed by different people for the same group of organisms to see that the "highest" forms owe their position to the predilections of the constructor of the tree. "Higher" means simply nearer to the top of the ancestral tree — itself, in most cases, constructed on an entirely subjective basis — and therefore does not mean "better" in any sense, though this meaning is often superadded. It is obvious that "higher" in a phylogenetic sense is used in quite a special sense, and depends for its meaning upon the particular theory of evolution which the user of the word adopts: that is, it is largely subjective.

(2) The morphological category. By "higher" may be meant "more highly organized" — that is, displaying a greater degree of structural complexity. For instance, a fern appears morphologically more complex than a yeast, and is therefore "higher".

It is manifest that "higher" used in the sense "structurally more complex" is used in quite a special sense, and is different from "higher" used in a phylogenetic sense. It is also obvious that "higher" cannot be used in this sense to mean "more nearly perfect". A gutless parasitic nematode would usually — from the morpho-

logical point of view — be called "lower" than a nematode possessing a well-developed gut. Yet the gutless animal is no less nearly perfect than the other: in a sense, it is more nearly perfect, for it is able to dispense with the necessity of making and using an intestine. In spite of this, there is certainly a very large subjective element in "higher" used in the sense "structurally more complex", and it is generally believed that "higher" in this sense implies something "better" in a sense not clearly defined. The fallacy appears to me to be derived from the µse of the word "high" in two different senses. "More highly differentiated" = simply "more differentiated": but it is then supposed that "more highly differentiated" = "higher" = "better" in some way.

(3) The anthropomorphic category. By "higher" is meant "more like man". This category includes a very great deal of what is meant by "higher" among animals. The "highest" animals are simply those which most resemble man. Man is considered to be the most nearly perfect of all animals. Those which are least like him are the "lowest", because they are the least near perfection. The fish is "higher" than the worm; the reptile "higher" than the fish; the ape "higher" than the reptile; man "higher" than the ape or any other animal. The development of the brain — man's chief attribute — is therefore one of the chief criteria in deciding whether an animal is "high" or "low".

It is unnecessary to emphasize the fact that the anthropomorphic point of view is purely subjective, and has no value in objective science. It must be pointed out, however, that anthropomorphism cannot account for the application of the word "higher" to plants. A rose tree is said to be "higher" than a mushroom but it is no more like a man.

Now although biologists use the words "higher" and "lower" in a sense which is phylogenetic, morphological, or anthropomorphic (or a combination of these), they do not usually realize this clearly. It is apparent, also, that in whatever sense the word "higher" is used, it has certain subjective ideas associated with it. The three categories into which I have separated the ideas involved in the words "higher" and "lower" are, moreover, largely interwoven, and frequently in the form of a complex vicious circle. For instance, an organism is often "higher" (= "more highly evolved") because it is "more highly differentiated", and it is "higher" (= "more highly differentiated") because it is "more highly evolved" — evolution being

usually supposed to have occurred from the structurally simple to the structurally complex.

When we try to analyse the idea "lower" in regard to organisms, it very soon becomes apparent that "higher" and "lower" are figures of speech which do not always appear to correspond with anything objective in the organisms themselves. Phylogeny and morphology, or a mixture of ideas derived from both, will not account for the prevalent idea that certain organisms are "higher" (= "better", "more nearly perfect"), than others. The biologist as a rule probably believes that the phyletic relations and the degree of structural differentiation of an organism furnish him with sufficient justification for using the words "higher" and "lower": and although this is really not the case, I believe most biologists have also, at the back of their minds, an idea that the "higher" organisms are in some way "better", "more nearly perfect", than "lower" organisms. This is not based upon any scientific knowledge. The belief appears to exist quite apart from any biological training. The man who knows nothing of the supposed phyletic relations existing between organisms, still regards certain of them as "better" in some way than others. He regards a rose-tree as "better" than a moss, a horse as "better" than an earthworm, animals - on the whole - as "better" than plants. This is a belief which has existed from a very early age. The belief existed certainly long before the evolution theory and long before modern morphology. It has been grafted on to these, and they have in turn come to be regarded as the justifications for the belief. Man, in the words of the Psalmist, is "a little lower than the angels", - and everything else is "lower" than man in exactly the same sense.

The basis of this belief is largely anthropomorphic. Animals are "better" than plants because man is an animal. The animals which are most like man are the "best", the "highest". Yet anthropomorphism does not give us by any means a complete solution of the problem. It obviously does not apply to plants.

There are no scientific grounds to justify the belief that certain organisms are more nearly perfect than others. Apart from anthropomorphic conceptions, we have no idea what a perfect organism should be. If we consider organisms as they are, objectively, it is apparent that all are equally "high" or equally "low". We cannot say that this species is nearer perfection than that.

Perfection can only be predicated of an organism when it is adjusted to its environment in such a way that no improve-

ment upon this adjustment is possible. The most nearly perfect organisms — the "highest" — are therefore those which are most nicely adjusted to their environment — those whose adaptations are best suited to their mode of life. There is no reason to suppose that man is better adapted to his environment than Amoeba. The one, therefore, is as near perfection as the other. No organism is perfectly adapted to its environment — not excepting man. They are all just sufficiently adapted to their mode of life to enable them to exist. They would not be here if they were not.

The only organisms which can be called "lower" in the sense that they are less adapted to their environment, are degenerate individuals in a species — that is, those individuals which fall below the minimum degree of organization necessary for the preservation of the species. 1) Parasites and socalled "degenerate" species are not less nearly perfect than other species — they are merely adapted to their different environment in a different way. The kind, and also the degree, of differentiation displayed by an organism is correlated with its mode of life. It does not really permit us to measure one organism against another. To call one organism "higher" than another because it appears more differentiated is meaningless.

If "higher" means "more nearly perfect", therefore, it can only be used dogmatically. When we consider the organic world objectively — apart from anthropomorphic prejudices — we have no criterion save adaption for judging of what is good and what bad, what perfect and what imperfect. "Higher" and "lower" used in this sense are therefore a matter of belief.

The belief in the existence of "higher" and "lower" organisms (= "better" and "worse" organisms) existed long before morphological and phylogenetic speculations acquired the important position which they now occupy in biology. It existed long before the Darwinian epoch, and still exists in the mind of the man ignorant of morphology and the (supposed) phyletic relations existing between organisms. The appeal to morphology, phylogeny, and anthropomorphism (e.g. cerebral development) is only a pretext for a belief already present in the mind — an attempt to find an objective justification for something quite subjective. The idea that certain organisms are



<sup>1)</sup> Species on their way to extinction — owing to a change in environment with which they are unable to cope successfully — might also be called "lower". Thus, we might call the lion a "lower animal", as he appears to be doomed to extinction on account of a change in environment (man) to which he cannot react in such a way as to preserve his species.

"lower" than others must therefore have a psychological explanation.

I have already pointed out that anthropomorphism cannot explain completely the belief in the existence of "higher" and "lower" organisms. And there are certainly many other factors in this very complicated psychological problem. Let us try to discover some of them.

To some extent, the aesthetic sense may be accountable for the belief that some organisms are "better" than others — i. e. better — more beautiful. Thus, it may be that a rose is better than a moss because it is more beautiful. Yet this obviously cannot give us a complete explanation any more than anthropomorphism.

Another factor which is of some importance is the old belief in abiogenesis. Old beliefs die hard. Even when they are dead, their footprints can often be clearly traced upon the sands of the human mind. The doctrine of abiogenesis is dead, but its vestiges are still recognizable in the belief in "higher" and "lower" organ-There was a time when it was natural to suppose that many organisms arose spontaneously from non-living matter. In those days, worms, fungi, protozoa, and certain other organisms — born apparently from non-living matter - were no doubt with justice regarded as inferior to men and trees. These were more vital because incapable of being generated spontaneously from the non-living. Now we know better, but we cannot altogether escape from the clutches of the old belief. It is no uncommon thing to find it stated in popular works — and also tacitly assumed in works which are not popular — that the little mass of living slime which we call Amoeba is not so distantly related to the inorganic slime in which it moves, as is a human being. 1) It is easier, apparently, to most people to suppose that very small organisms are nearer to the inorganic world than are large organisms. Yet the gap between the Amoeba and non-living matter is no less than the gap between man and nonliving matter. The gap is, in reality, the same — that between the living and the non-living.

I think I have made it clear, from what I have already said, that we are dealing with a complex psychological problem, and one which has as yet not been solved. I think it will also be clear



<sup>1)</sup> Cf. Saville Kent (1880), who refers to Protozoa as "mere specks of animate jelly" (Vol. 1 p. 16): and see also an exactly similar remark ("mere specks of animated jelly") in Calkins (1909, preface) — also many similar expressions in many other works.

that anthropomorphism, aesthetics, and the obsolete belief in abiogenesis cannot completely account for the idea — which appears to be universal — that certain organisms are "higher" (= "better" in some way) than others. As we have already seen, a justification for this view cannot be found in morphology or phylogeny. What is the basis of this belief?

I think I can attempt an answer to this question. The solution of the problem lies in the literal meaning of the words "higher" and "lower" — that is, in the concept of size. Large things are to man better than small. This is a deep-rooted belief in the human mind. A few illustrations will serve to show this clearly.

When we wish to express approval of anything, we usually employ words which are primarily indicative of large size—e.g. we make use of adjectives such as greaf, grand, magnificent, superior, etc. In the same way, we express our disapproval by words which primarily have reference to small size—e.g. little, small, low, inferior. Compare, for instance, the following: "little-minded" and "great-minded"; "high principles" and "low principles"; "to make much of a person" and "to belittle a person"; "superior quality" and "inferior quality", etc. etc. Numerous other instances at once suggest themselves. It will, I think, be unnecessary to insist upon this point. It is, indeed, difficult to express our approval of anything without employing words which primarily refer to large size.

Ideas of what is good or perfect are largely linked up with ideas of large size. Large things are better than small — man sees more of them and therefore "thinks more" of them. This is very well seen in the old (and still existent) anthropomorphic conceptions of God. Man regards himself as the most nearly perfect being on the earth. God, an absolutely perfect being, was therefore conceived as a man on a very large scale. This idea probably underlies the idea of God which the majority of mankind possess at the present day. Even when God is conceived as an "infinite being", this probably takes the form, in the human mind, of a being of infinitely large size. (Compare here the opening words of the Magnificat: "My soul doth magnify the Lord.")

We see this connexion between size and goodness expressed in many other ways. Gods and saints are frequently depicted as large men. The sculptor also makes his statue of a hero of "heroic size" — that is, larger than other men, to show the hero's "greatness". Witness, moreover, the disappointment which is commonly felt when we first meet a man, whom — from his achievements — we have grown

to regard as a "great" man, and discover that he is physically smaller and inferior to ourselves.

Large organisms are, to man, better than small organisms. He regards them as more nearly perfect. This is the real psychological explanation of the existence of "higher" and "lower" organisms in biology. "Higher" organisms are primarily those which are literally high — that is, of large size. The "highest" animals and plants are the largest, the "lowest" the smallest. Small organisms are regarded as less nearly perfect than large. Hence the wonder usually excited when minute organisms are seen through a microscope for the first time. In Leeuwenhoek's 1) day microscopic animals were "contemptible little creatures". Linnaeus, as is well known, for a long time refused to recognize the Protozoa. His attitude towards them is well seen in the name Chaos which he finally bestowed upon Amoeba -- "nomineque specifico, infausto satis, gentem innumeris speciebus affluentem in tenebras damnat."2) This attitude of Linnaeus is practically the same as that adopted by nearly all biologists at the present day. It is the outcome of an inherent tendency in man to regard small organisms as in some way worse than large.

When organisms exceed man in size, the anthropomorphic idea of his own superiority comes in. A tree may be larger than a man, and is "higher" than a mushroom: but it is not "higher" than man, because it cannot do what he can do. Man's chief specialization being in the development of his brain, we accordingly find that he generally judges other animals by the degree of approximation of their intelligence to his own. Thus, he refuses to call an elephant "higher" than himself though it is larger, because he considers it less intelligent. Similarly, he regards a dog as "higher" than a pig — though it may be smaller — because its degree of intelligence appears to approximate more closely to his own than does that of the pig.

The connexion between the size of an organism and its "highness" or "lowness" is well brought out in the following passage from Jennings 3) (1906), who says that he "is thoroughly convinced, after



<sup>1) &</sup>quot;When, therefore, we see these wonderful properties in so small and, to us, so contemptible a creature; and ... etc." (Letter from Leeuwenhoek to A. Magliabechi, dated 16 Oct. 1699. Vol. II p. 88).

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>) O. F. MÜLLER (1773).

<sup>3)</sup> It is a very curious fact that Jennings uses the terms "higher" and "lower" freely, and never attempts to analyse them. It is all the more curious because

long study of the behavior of this organism, that if Amoeba were a large animal, so as to come within the everyday experience of human beings, its behavior would at once call forth the attribution to it of states of pleasure and pain, of hunger, desire, and the like, on precisely the same basis as we attribute these things to the dog" (p. 336). That is to say, if it were larger, it would be a "higher" organism.

We have already seen that organisms which are structurally more differentiated are "higher" than those which are structurally less differentiated. It therefore happens that of two organisms of approximately equal size but displaying different degrees of differentiation, the more differentiated would usually be called the "higher". The explanation of this is similar to the one already given in regard to size. A morphologically complex organism is "higher" than a morphologically simple because in it we see more things. Just as man tends to regard large things as better than small, so also he tends to regard many things as better than few. An organism with a complex life-cycle is regarded as "higher" than one with a simple life-cycle, merely, I believe, because we see it doing more things; and we always tend to assume that an organism which can do many things is in some way "better" than an organism which can apparently do but few. This probably explains, in part, why animals are "better" than plants as living beings. For we see animals generally engaged in discharging many vital functions - moving, eating, respiring, excreting, etc. — whereas these activities are not obvious to us in the case of a plant.

It will hardly be necessary to point out that when we obtain the impression that large or complex organisms are "higher" or "better" than others, it is something quite subjective — something which is psychological and not capable of being treated from the point of view of objective biology.

We have now reached this point in our analysis. The belief in the existence in "higher" and "lower" organisms is found to be based upon several different ideas, the most important of which is that large things are, ipso facto, better in some way than small. We can perhaps go one step further, and attempt to answer the next question which naturally arises — Why does man think that large organisms are better than small? This inquiry is really out-

Digitized by Google

JENNINGS' own work largely serves to demonstrate that there is no essential objective difference between "lower" organisms and others.

side the scope of the present paper, but a few remarks will not be out of place.

I think the answer to this question must be somewhat as follows. Fear is at the bottom of this belief. Man is, and probably always has been, a fraid of animals larger than himself. They are more powerful than he by virtue of their greater size. He therefore respects them more than smaller and less powerful creatures which he can himself control. The large animals are thus better than the small animals, on the whole. The fear of large and powerful animals has been transferred to plants and inanimate objects, and has been transformed into the emotions of awe, reverence, respect. Large mountains certainly excite in many people a feeling of awe — in my own case, so does large and powerful machinery, especially when in motion. This feeling itself is closely akin to fear, and also contains a certain element of admiration. But I do not wish to develop this theme any further at present.

I think it will now be apparent to anybody who has followed my analysis up to this point, that the expression "a lower organism" has not a simple significance, but rather represents a tangle of ideas which are chiefly of subjective origin. The terms "higher" and "lower" as applied to organisms have nothing to recommend them: on the contrary, they lead to great confusion of ideas and consequently to many erroneous conclusions. In biology, these words have been as productive of evil as the word "progress" has in the formulation of an evolution theory.

By calling the Protista "lower organisms", biologists have been led to suppose that they are really simpler forms, nearer to the earliest forms of life which appeared upon the earth. They therefore believe that the study of these forms is likely to elucidate many problems connected with the vital phenomena of man and the animals more closely resembling man: they believe that the Protista are going to reveal vital phenomena in a more elementary form, and hence in a way which is more easily understood. This is a fallacy, although it is the foundation of a great deal of work which has been done upon the Protista — especially from a physiological point of view.

In concluding this section, I may be allowed to express a hope that the adjectives "higher" and "lower" will soon cease to be applied to organisms. When this happens, biology will gain. To call Protista "lower" organisms is unnecessary and misleading: it leads only to obscurantism.

## The Protista and the Evolution Theory.

In the two immediately preceding sections, I have attempted to analyse the expressions "unicellular" and "lower" as applied to the Protista. In the present section, I shall attempt to extend my analysis to the expression "primitive" as applied to these organisms.

At the outset, I would point out that the Protista at present occupy an absolutely false position in the theory of organic evolution. This is due almost entirely to the ignorance which prevailed regarding these organisms when current ideas concerning evolution were still in the melting pot — before they had solidified into their present form. Yet although we now possess much detailed knowledge of the Protista, this ignorance of former times is still a constituent of the evolution theory. The theory of organic evolution will soon have to be recast.

We encounter the statement that the Protista (or a certain section of them) are "primitive" organisms so frequently in biological literature that it seems hardly necessary to cite instances. HAECKEL'S writings are full of such expressions. In fact, the Protista are so generally called "primitive" that nobody appears to question their right to this title. 1) I have already raised objections to the expression in the case of the Bacteria (DOBELL, 1911), and I will now enter into the matter more fully.

The expression "a protist is a primitive organism" appears to me to be based on three different ideas. These may be stated thus: (1) A protist is a simple organism. (2) In evolution, simple organisms always precede complex. (3) A simple organism now living is more like the earliest forms of life than a complex organism now living. Hence a protist is a primitive organism.<sup>2</sup>)

I will endeavour to analyse these ideas further. First of all, what is meant by a "simple" organism? Undoubtedly, I think "simple" is understood primarily as meaning "structurally simple" — i. e. relatively but little differentiated. If this were the only meaning attached to the word it might be justifiable to use it in this connexion.

<sup>1)</sup> As concrete instances, I cite the following: HABCKEL (1878) speaks of "die urwüchsige Einfachheit im Körperbau und in den Lebenserscheinungen dieser unvollkommenen Urwesen" (i. e. Protista). "As the name Protozoa indicates, they are primitive animals" (CALKINS 1901, p. 1). "A Protozoon is a primitive animal organism" (CALKINS 1909, p. 17). The spacing is mine. It is also quite often stated that certain forms are "more primitive" than others.

<sup>2)</sup> An erroneous conclusion drawn from three unjustifiable assumptions.

Nevertheless, although we may grant that a protist is morphologically less complex than a metazoon — as a general rule — there can be no doubt that very many protists are extraordinarily complex. if we consider all the structural changes which occur throughout the whole life-cycle. It is significant, also, that the Protista about which least is definitely known are generally the "simplest": for instance, the Bacteria, about whose structure and life-history great diversity of opinion prevails, are generally regarded as the simplest of all organisms. As a matter of fact, I believe, they are not "simple" in any sense of the word (cf. Dobell 1911). They are merely very small, and hence have come to be regarded as "lower" organisms. 1) I think nobody who has worked upon the Protozoa for any length of time really believes that they are morphologically very simple though most protozoologists continue to call them so. Others who have not studied the Protozoa and who wish to call them "structurally simple" should glance at Doflein's text-book before they do so (see Doflein 1910). "The Amoeba" is frequently taken as the type of utter simplicity in organisms. Yet we still know very little about the life-cycles of the Amoebae — but enough is known for it to be stated that their life-cycles are complex, and that apparently there are dozens of species of Amoeba, each with a different life-cycle. Is any one of these really simple? I think nobody who has tried to work out one such life-cycle would answer in the affirmative.

Now it appears to have been quite overlooked that apparent structural simplicity may be correlated with physiological complexity. From a physiological point of view, the Protista are very complex. Jennings' (1906) excellent book furnishes abundant confirmation of the truth of this statement. 2) Further, are we justified in saying that it is "simpler" to move a flagellum or pseudopodium without the aid of muscles, nerves, etc. than a leg with these structures? Is it "simpler" to digest and breathe and excrete with the same structurally homogeneous part of a body than with separate, structurally heterogeneous parts? To put it very crudely — is it "simpler" to digest one's dinner with one's feet than in one's stomach? It is

<sup>1)</sup> Cf. preceding section.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>) "Unicellular organisms react to all classes of stimuli to which higher animals react" (p. 261). "Action is as spontaneous in the Protozoa as in man" (p. 261). "The behaviour of the Protozoa appears to be no more and no less machine-like than that of the Metazoa; similar principles govern both" (p. 263), etc. etc.

obviously only "simpler" when this is what we mean by "simpler" — that is, when we beg the question. It is certainly not easier to comprehend. This brings me to the real crux of the whole matter. The word "simple" has more than one meaning. It may be justifiable to say that Protista are simple (= morphologically but little differentiated) — though this might be controverted: but it certainly is not true that Protista are simple (= easy to understand). In the latter sense they are no simpler than any other living beings. It is this double use of the word "simple" which has prevented the Protista from being seen in a proper light: it is this word which has — in company with "lower" and "unicellular" — given rise to the universal belief that the Protista display vital phenomena in a more elementary form than other organisms.

So much for the "simplicity" of the Protista. Let us now consider the supposition that the "simple" organisms now living are comparable with the original forms of life upon the earth.

Organic evolution is generally conceived as having taken place, in the main, from the morphologically simple to the morphologically complex — from the less differentiated to the more differentiated. This idea has then, apparently, been transferred to the forms of life now existing: so that the morphologically simple forms are called "primitive". (It should be noted, in passing, that the idea that organic evolution goes from simple to complex is, in part, derived from a consideration of simple and complex forms now extant). It is not at all obvious, however, why a conception of the distribution of forms in time should be applied to the forms distributed at the present moment in space.

This may be expressed more clearly thus: Let A, B, C...Z represent the living animals, arranged in order of structural complexity, from the simplest (A) to the most complex (Z). Let  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ... $\omega$  represent the succession of animals from the most primitive and simple ( $\alpha$ ) to the most complexly organized ( $\omega$ ) now living — arranged in order of their sequence in time. Now it is obvious that Z corresponds with  $\omega$ . But it is far from obvious that A, B, C...Y correspond with  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ... $\psi$ . Indeed, it is highly improbable that they would correspond. Yet this is the assumption — an entirely unjustifiable one — which is made when existent forms (e. g. the Protista) are called "primitive".

To proceed a little further in my analysis, let me take a concrete case for criticism. "I take it for granted", said Gaskell (1910), "that we all believe in Evolution and that an upward progress can

be traced from the Protozoa to Man." Since no one present ventured to differ from Gaskell on this point, I may perhaps also take it for granted that this extraordinary statement finds at least some acceptance among biologists. 1)

First, let me ask the question, Why should it be supposed that the Protozoa as they now exist should be the ancestors of man as he now exists? Obviously they are not. If by Protozoa are meant an imals like what we now call Protozoa (i. e. really not Protozoa), I would remark that there is really no foundation for the belief that these hypothetical organisms ever existed. The only Protozoa which we know to have existed at an early epoch are Radiolaria and Foraminifera — for the most part exactly like those now existing. There is no more reason to suppose that these organisms, with their complex and peculiar structures and life-histories, are the beginnings of man than that man is the beginning of them.

It is well-known that the popular saying "man is descended from an ape" is an inaccurate statement. By "ape" is meant a definite kind of being now extant. The biologist therefore prefers to say that "man is descended from an ape-like ancestor" — meaning thereby that man and ape had a common ancestor. The subjective element in a statement of this kind becomes obvious if we reverse this and state — a thing which probably no biologist would dream of stating — that "the ape is descended from a manlike ancestor." Yet if man and ape had a common ancestor — not an ape and not a man — why should it have been more ape-like than man-like? Similarly, with regard to the Protozoa, very few biologists would, I believe, object to such an expression as "the Amoeba-like ancestor of man." Yet how many of them would countenance calling this hypothetical creature "the man-like ancestor of Amoeba?" 2)



<sup>1)</sup> This remark was made by GASKELL during a discussion on the origin of Vertebrates. It may therefore seem that to have controverted this statement would have been irrelevant to the discussion. This is not really so. If everybody had realized the fallacies in this statement, there would probably have been no discussion at all.

<sup>2)</sup> There is a passage in Franz's paper (p. 35) which is almost exactly parallel to this paragraph. I must point out that the above was written by me before I had read Franz's paper, and I have therefore let it stand exactly as it was written, as it is an integral part of my argument. I was astonished to find the same idea expressed quite independently by Franz and in almost the same words.

Why should it always be taken for granted that by "Evolution" is meant "an upward progress from Protozoa to Man"? This is only one hypothesis of organic evolution. That evolution of some sort has taken place in living beings I regard as certain. But that evolution of the Haeckelian "Amoeba to Man" type has not occurred I regard as equally certain. We can certainly believe in evolution without believing in this dogma.

There is absolutely no reason to suppose that any real Amoeba now extant is man's ancestor. And among the Protista whose life-histories are to any extent known there is no organism which corresponds with the creature of the myth. Concerning this fabulous "amoeba" we know nothing — save that its correct systematic position is probably in the group which contains the centaur, the phoenix, and the hippogriff. That happy, simple organism which just grows and divides and is called "a protozoon" and is regarded as representing the beginnings of life on the earth, 1) will have to go back some day to the place from which it came — the dominion of dreams.

A belief in this hypothetical "amoeba" has led to a totally erroneous interpretation of the Protista. One constantly finds traces of this in biological writings. "The Protista", says Verwork (1897), "... seem to have been created by Nature for the physiologists, for, besides their great capacity of resistance, of all living things they have the invaluable advantage of standing nearest to the first and simplest forms of life; hence they show in the simplest and most primitive form many vital phenomena that by special adaptation have developed to complexity in the cells of the cell-community" (p. 51). I know not whether the Protista were created by Nature for the physiologists: but it seems to me that this physiologist has himself created these curiously simple and primitive forms for Nature.

It is not necessary for me to enter here into a general discussion of the theory of organic evolution — save in so far as the Protista are directly concerned. For those to whom evolution means "an upward progress from the Protozoa to Man" it may seem that

<sup>1) &</sup>quot;Unicellular organisms . . . . Each individual grows to a certain size, and then divides into two parts, which are exactly alike in size and structure . . . . If protected from a violent death, they would live on indefinitely, and would only reduce the size of their overgrown bodies by division. Each individual of any such unicellular species living on the earth to-day is far older than mankind, and is almost as old as life itself" (Whismann, Vol. 1 p. 72).

to controvert such a statement is to deny the evolution theory. Yet such is not the case by any means. It is, however, quite evident that those who hold this anthropomorphic belief really deny the evolution theory themselves in the case of the Protozoa. To suppose that the Protozoa which now exist are essentially the same as the first forms of life, is to suppose that while man has been evolving, the Protozoa have remained unchanged — that is to say, they have undergone practically no evolution. It is, to say the least of it, highly improbable that man alone of all animals has attained his present form by continuous evolution: that the ape has undergone less evolution than man, the cold-blooded vertebrates less than the warm-blooded vertebrates, the invertebrates less than the vertebrates, Protozoa less than Metazoa — each animal having undergone an amount of evolution which is directly proportional to its degree of resemblance to man.

The only alternative to this view — for those who speak of evolution from "Protozoa to Man" — is, it seems to me, to adopt the hypothesis of abiogenesis. If it be supposed that such forms as the Protista are still arising from non-living matter, it might be justifiable to regard them as therefore nearer than other organisms to the first forms of life. Such a belief is to my mind quite untenable.

Undoubtedly one of the strongest supports for the "Protozoa to Man" hypothesis has been the "recapitulation theory". It is supposed that when the egg undergoes segmentation in ontogeny, it repeats the processes which occurred in phylogeny when the Metazoa arose from "unicellular" ancestors. The recapitulation "theory" — the "fundamental biogenetic law" — has had to be so modified on account of the facts of development, that it really has been almost explained away. Apart from this, however, I must point out that the belief that early stages in ontogeny correspond with early stages in the "Protozoa to Man" phylogeny, is really based on nothing more than a false analogy. My analysis of the cell theory in previous pages will permit me to state this precisely.

A metazoan egg undergoing segmentation is a non-cellular organism undergoing differentiation by forming cells. Before segmentation, the egg is a whole organism: after segmentation it is the same whole organism, but more differentiated. After segmentation, the organism is not a colony of individuals each of the same value as the original egg. A protozoon undergoing division, on the other hand, is one organism dividing into two: it is one whole organism becoming two whole organisms of the same value as the original

whole organism. If segmentation were really analogous to the divisions of a protozoon, it would produce a cluster of eggs and not a differentiated organism. This is a fact which is so obvious, that it is quite surprising that the use of the word "cell" should have prevented it from being realized. There is no real analogy between an egg dividing into two blastomeres and a protist dividing into two protists.

To a certain extent, a fertilized metazoan egg is comparable with a protist individual. The latter is a whole organism with a non-cellular structure: the former also is a (potential) whole organism with a non-cellular structure. When the protist individual divides into two, it produces two whole organisms: when the egg divides into two blastomeres it remains the same organism — it does not produce two whole organisms. With division, the analogy vanishes. By calling the protist, the egg, and the blastomeres all "cells", an artificial verbal analogy is established. Yet even then it is astonishing that anybody can believe that one individual (egg) can divide into two individuals (blastomeres) and still remain one individual. This is a "two in one" mystery no less incomprehensible than the "Three in One" mystery. Possibly it is believed for the same reason — "certum est quia incredibile est".

It is often stated that a Volvox colony is the analogue of a blastula. This is simply a false analogy, due to the cell theory. A Volvox colony is an assemblage of individual organisms, each highly specialized. 1) It is a colony, and like other colonies may be composed of a few individuals or of a very large number (up to about 20000). A blastula, on the other hand, is one whole organism with a cellular structure. It is, to me, almost incredible that anybody could advocate the view that the Metazoa have arisen from aggregated Protozoa. When a protozoon divides into two, each daughter individual is still a protozoon, similar to the original form. When subsequent divisions occur, and the individuals remain connected so as to form a colony, they are still Protozoa. To suppose that a colony of protist individuals — each a complete



<sup>1)</sup> Volvox is, of course, regarded by many people as not only analogous to a blastula, but also as an organism intermediate between a protozoon and a metazoon. Doplein, for example, refers to it as "this primitive metazoon" (1909, p. 443). This erroneous idea appears to have arisen from the fact that many of the individuals in a colony are, apparently, unable to reproduce new colonies—
i. e. are sterile. But it is no more justifiable to call them "somatic cells" because of this, than it would be to call the workers in a hive of bees "somatic cells".

organism — by adhering together could give rise to an organism of a different order, is as extraordinary as to suppose that a swarm of bees could unite to form a dog.

If the Metazoa have arisen from protist-like forms — which is far from proved — it is far more natural to suppose that they did so by developing an internal cellular structure, and not by the aggregation of individuals to form a colony. 1) The aggregation idea is one of the results of the unfortunate application of the cell theory. The most that the early development of a metazoon can be held to show is the way in which non-cellular ancestral forms became cellular. This, however, is mere hypothesis. It must not be forgotten that there are no known adult animals which correspond with the two-cell, four-cell, eight-cell, etc. and blastula stages seen in ontogeny 2): and the fact that there is a non-cellular stage resembling somewhat a certain stage in the life of a non-cellular organism now extant does not necessarily furnish any support for the recapitulation "theory".

Beyond emphasizing the point that early stages in ontogeny are only comparable with what we see in the Protozoa by means of a false analogy, I do not wish to enter into a discussion of the recapitulation hypothesis. This hypothesis is, I think, a matter for individual belief. The evolution theory was an induction from a large number of facts. The recapitulation hypothesis is a deduction from the evolution theory. It applies to a certain class of the facts, and cannot be directly proved or disproved. Some people prefer the hypothesis — others, among them myself, the facts. Recapitulation is, at best, a hypothesis: it has no claim to the title "fundamental biogenetic law". 3)

I trust that enough has now been said to show that the Protista can only be called "primitive organisms" by making the grossest and most unjustifiable assumptions. I think it will become quite clear to anybody who will devote serious attention to the matter that the Protista occupy a false position in current theories of

<sup>1)</sup> Cf. also Saville Kent (Vol. 1), and Sedgwick (1888).

<sup>2)</sup> I have referred throughout to holoblastic, "alecithal" eggs only. Although by no means all eggs are of this class, the others are "explained" by the recapitulationists as modified by "caenogenesis", and I may therefore — with them — disregard them.

<sup>3)</sup> Prof. Seddwick has called my attention to the fact that he has already expressed the same views as these, in almost the same words, in an article on "The Influence of Darwin on the study of Animal Embryology", published in "Darwin and Modern Science", Cambridge 1909.

organic evolution. This is based almost entirely, I believe, upon the assumptions that they are "simple" in some undefined way, and that organic evolution has proceeded from simple to complex — from less differentiation to greater differentiation. Why this should be obvious, I do not know. To me it is far from obvious. (It may also be pointed out that in inorganic evolution (e. g. the chemical elements) it seems to be equally obvious that evolution is from complexity to simplicity.) By making assumptions, and arguing in a circle, we can of course arrive at the conclusion that Protista are "primitive" forms. 1) But the Protista themselves, as they now exist, furnish us with no foundations for such a belief.

## The Interpretation of the Protista.

It has been very truly said by Prowazek (1910) that "die Protistenkunde ist auf dem besten Wege, eine selbständige Wissenschaft zu werden" (p. 1). This is unfortunately so true at this moment that if Protistology proceeds much farther along its present path it is likely before long to become completely independent of the Protista in concreto. This is well seen in the adjectives which are customarily applied to the Protista — which are called "primitive, lower, simple, unicellular", organisms. In the preceding part of this paper I have attempted to show that these titles bear only a distant and subjective relation to the objective phenomena presented by the Protista. The present and final section will be devoted chiefly to summarizing to some extent the results of what has been said in preceding sections, and also to indicating what I hold to be the correct interpretation of these organisms.

It is not without interest in this connexion to consider how the fathers of Protistology — uninfluenced by the evolution theory and the cell theory — interpreted the Protista. Leeuwenhoek, who discovered the Protista (in the seventeenth century), was far from being impressed by their simplicity. His method of reasoning is curious and interesting. When he saw the "tails" of Infusoria (and spermatozoa) moving like the tails of rats and mice, he drew the conclusion that they must be operated also by means of muscles, tendons, and joints. Hence he expresses his wonder and admiration



<sup>1) &</sup>quot;Placed as they (i. e. the Protozoa) are at the lowest limit of animal life, they must ever be closely connected with problems concerning its origin" (Calkins 1901, p. 4).

of organisms which possess such a multiplicity of structures in so small a body. This seemed quite a natural conclusion to Leeuwen-HOEK. 1)

LEEUWENHOEK'S followers, however, were by no means unanimous in their opinions. O. F. MÜLLER interpreted Infusoria as composed of homogenous masses of a gelatinous substance 2) devoid of differentiation for the most part. His interpretation appears to have been shared by Cuvier, Lamarck, Treviranus, Oken, and many others.

At a later date, Ehrenberg reverted to the earlier interpretation of Leeuwenhoek. He regarded the Protista as highly differentiated organisms, endowed with stomachs, gonads, and other organs. The Protista were, for him, no less complex than other animals. His views, after enjoying a brief and glorious celebrity, were almost completely overthrown by Dujardin.

Just as we may regard Ehrenberg as the spiritual descendant in Germany of the great Dutchman Leeuwenhoek, so may we regard Félix Dujardin as spiritual successor in France to the great Danish naturalist O. F. Müller. For the ideas of Dujardin were essentially the same as those of Müller. He regarded the Protista as organisms composed of a homogeneous gelatinous substance — named by him "sarcode" — which he believed to be similar to the undifferentiated substance present in very young animal embryos.

The Müller-Dujardin interpretation of the Protista was that which prevailed when the cell theory and the evolution theory took a firm hold upon biology. It is the incorporation of these three which has produced the modern interpretation of the Protista. Nevertheless, I believe it is true that the cell theory and the evolution theory contain the Protista in a false and disguised form: and the Leeuwenhoek-Ehrenberg interpretation — though quite wrong in matters of detail — is far nearer to the truth than most modern views.

The modern interpretation is well seen in the following quotation: "Here in these mere specks of animated jelly, which rarely measure more than the hundredth part of an inch, we find, in their simplest forms, the manifold processes of the living organism"



<sup>1)</sup> It is interesting to compare this with the views which many biologists now hold. For example, a well-known zoologist with whom I once discussed the organization of Bacteria said to me "It's no good telling me they are complex. Even if you can show that they are highly differentiated, it is none the less obvious that things of that size must be simpler than other organisms".

<sup>2) &</sup>quot;Substantia gelatinosa", "mera gelatina", O. F. M.

(CALKINS 1909, preface). 1) The truth, however, is that the Protista are very small — but they are not simple. In them, we do not see vital processes in a more elementary form than in other organisms: we see them rather in a more complex form — due to what may be called the "multum in parvo" principle on which all Protista are organized. Physiologists who attempt to analyse vital phenomena by means of the highly differentiated organisms, rather than by means of the Protista, are right. This was clearly recognized by one of our greatest physiologists, MICHAEL FOSTER, when he said — "It is not for me, who in my rash youth had wild dreams of building up a new physiology by beginning with the study of the amoeba, and working upwards, to say one word against the experimental investigation of the lower forms of life. But experience and reflection have shown me that, after all, the physiological world is wise in spending its strength on the study of the higher animals. And for the simple reason that in these, everything being so much more highly differentiated, the clues of the tangles come, so to speak, much more often to the surface, and may be picked up much more readily. Taking again, as an instance, the molecular processes which give rise to the movements of animals, and which appear under such forms as that of amoeboid movement, and that of the contraction of a striated muscle, I venture to think that the very apparent simplicity of the former is an obstacle to our getting a real grasp of its inner nature, and that by our studies of the complex muscle, we are drawing nearer to such a grasp than we could ever have done by observations confined to the phenomena of the amoeba itself. And so in many other instances. The study of the lower forms of life is, in reality, more difficult than that of the higher forms; and the latter naturally comes first."

All attempts to interpret the Protista as elementary or simple organisms have failed. Even those who are loudest in their assertions that they display vital phenomena in their simplest terms do not demonstrate that this is the case. Does it never strike these biologists as peculiar that in almost all discussions of important biological phenomena — such as heredity, variation, sex — the Protista are hardly ever mentioned, or are only considered in a



<sup>1)</sup> See also the opinion of LAMARCK: "Ces animalcules .... offrent ce qu'il y a de plus simple dans la règne animale, c'est-à-dire, les plus faibles ébauches de l'organisation" (p. 369). "Les monades sont les plus petits, les plus imparfaits et les plus simples de tous les animaux connus" (p. 371) etc.

very brief and parenthetic manner? Yet this is not because they are but little investigated. Thirty years ago relatively very little was known definitely about the Protista: but now a very great deal is known. And still they are "elementary, unicellular, primitive, lower" organisms, displaying life at its simplest!

I will now, in conclusion, summarize as briefly as possible the chief conclusions at which I have arrived in this paper.

First, I think it is desirable that all the organisms which are now miscalled "unicellular", should be distinguished from the multicellular animals and plants. This immense group of living beings may be conveniently called the Protista — a name which must be regarded, however, as a mere label, with no more subjective significance attached to it.

Secondly, a protist individual is not the homologue of a single cell in the body of a multicellular animal or plant; but it is homologous with a whole multicellular organism. The protist is a non-cellular but complete organism.

Thirdly, the Protista are not properly called "simple", "lower", "unicellular", or "primitive". These are terms which have arisen chiefly through misconceptions involved in the cell theory and the theory of organic evolution. All these adjectives are quite arbitrarily and unjustifiably applied to the Protista, which differ from the Metazoa and Metaphyta in that they are differently organized (non-cellular as opposed to cellular).

Finally, Protistology — the study of Protista — when correctly appreciated in this light is one of the most important, but one of the most neglected branches of biology. Since the Protista furnish us with a group of living beings which are organized quite differently from all others, an analysis of their vital phenomena will afford us a large mass of knowledge for comparison with that derived from cellular animals and plants — upon the vital phenomena of which, almost all biological generalizations are based.

#### Literature References.

Aristotle: Historia Animalium, translated by D'Arcy Thompson (Oxford 1910).

De Partibus Animalium, translated by W. Ogle (Oxford 1911).

BOURNE, G. C. (1895): A criticism of the cell-theory; being an answer to Mr. Sedgwick's article on the inadequacy of the cellular theory of development. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 38 p. 137.

BÜTSCHLI, O. (1880-1889): Protozoa. in: Bronn's Klassen u. Ordn. Leipzig.

CALKINS, G. N. (1901): The Protozoa. New York.

- (1909): Protozoology. New York.

CARNOY, J. B. (1884): La biologie cellulaire. Lierre.

CLAPARÈDE, E. et LACHMANN, J. (1858): Études sur les Infusoires et les Rhizopodes.

DOBELL, C. C. (1911): Contributions to the cytology of the Bacteria. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 53 p. 395.

DOFLEIN, F. (1909): Lehrbuch der Protozoenkunde. Jena.

DRIESCH, H. (1907): The Science and Philosophy of the Organism. (Gifford Lectures, Aberdeen.) Vol. 1.

DUJARDIN, F. (1841): Histoire naturelle des Zoophytes. Infusoires. Paris.

EHRENBERG, D. C. G. (1838): Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. Leipzig.

FOSTER, M. (1895): Review of Verworn's Allg. Physiol. in: Nature Vol. 51 p. 530.

FRANZ, V. (1911): Was ist ein "höherer" Organismus? Biol. Centralbl. Bd. 31 p. 1.

GASKELL, W. H. (1910): Discussion on the origin of Vertebrates. Linnean Soc. London.

GEGENBAUB, C. (1859): Grundzüge der vergleichenden Anatomie. Leipzig.

Gurwitsch, A. (1904): Morphologie und Biologie der Zelle. Jena.

HAECKEL, E. (1866): Generelle Morphologie. Berlin.

- (1878): Das Protistenreich. Leipzig.

HERTWIG, R. (1902): Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. Protistenk. Bd. 1 p. 1.

HICKSON, S. J. (1903): Article Infusoria in Lankester's Treatise on Zoology part 1.

HUXLEY, T. H. (1853): The Cell-theory. Scient. Mem. of T. H. HUXLEY Vol. 1.

JENNINGS, H. S. (1906): Behavior of the lower organisms. New York.

KENT, W. SAVILLE (1880-1882): A manual of the Infusoria. London.

DE LAMARCK (1835): Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. I. Infusoires. 2me ed. edited by Deshayes and Milne Edwards. Paris.

LANG, A. (1901): Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Protozoa. Jena.

LEEUWENHOEK, A. VAN: The quotations are from an English translation of L.'s works by S. Hoole. London (2 vols.) 1798 and 1807.

LILLIE, F. R. (1902): Differentiation without cleavage in the egg of the annelid Chaetopterus pergamentaceus. Arch. Entwicklungsmech. Bd. 14 p. 477.

MORGAN, T. H. (1898): Experimental studies of the regeneration of Planaria maculata. Arch. Entwicklungsmech. Bd. 7 p. 364.

- (1901): Regeneration. New York.

- MÜLLER, O. F. (1773): Vermium terrestrium et fluviatilium, seu ... etc. succincta historia. Havniae et Lipsiae.
- PROWAZEK, S. (1910): Einführung in die Physiologie der Einzelligen (Protozoen). Leipzig u. Berlin.
- ROLLESTON, G. (1888): Forms of animal life. 2nd ed. edited by W. Hatchett Jackson, Oxford.
- SACHS, J. (1892, 1895): Physiologische Notizen. II. Beiträge zur Zellentheorie, and IX. Weitere Betrachtungen über Energiden und Zellen. in: Flora Bd. 75 u. 76.
- SEDGWICK, A. (1888): A monograph of the development of Peripatus capensis. Studies Morph. Lab. Cambridge Vol. 4.
- (1894): On the inadequacy of the cellular theory of development, and on the early development of nerves, particularly of the third nerve and of the sympathetic in Elasmobranchii. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 37 p. 87.
- (1895): Further remarks on the cell-theory, with a reply to Mr. Bourne. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 38 p. 331.
- (1898): A student's text-book of Zoology. Vol. 1. London.
- Siebold, C. T. v. (1849): Über einzellige Pflanzen und Tiere. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 1 p. 270.
- Spencer, H. (1864): The principles of biology. London.
- STEIN, F. (1867): Der Organismus der Infusionstiere. II. Abteilung. Leipzig.
- Verworn, M. (1897): General Physiology. 2nd ed. English translation by F. S. Lee, London 1899.
- Virchow, R. (1859): Cellular Pathology. English translation of 2nd ed. by F. Chance, London 1860.
- Weismann, A. (1883): Essay on Heredity. English translation, Oxford 1891—92.
- Whitman, C. O. (1893): The inadequacy of the cell-theory of development. Biol. Lectures Wood's Holl. Vol. 2 p. 105.
- WILSON, E. B. (1906): The cell in development and inheritance. 2nd ed. New York.

Nachdruck verboten. Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Studien über parasitische Flagellaten.

L Monocercomonas cetoniae n. sp.

Von Victor Jollos.

(Hierzu Tafel 13.)

Schon seit mehr als 30 Jahren sind Angehörige der Gattung Monocercomonas beschrieben, aber die bisherigen Kenntnisse von diesen Flagellaten, die im wesentlichen auf den alten Arbeiten von Grassi (1881) beruhen, erschienen recht dürftig und erstreckten sich eigentlich nur auf die allergröbste äußere Erscheinung der Parasiten. Eine genauere cytologische Untersuchung bot daher ein gewisses Interesse, um so mehr als hierbei manche der in den letzten Jahren gebildeten cytologischen Anschauungen aufs neue geprüft werden konnten.

Als Objekt diente mir eine im Darme von Cetonia-Larven sehr häufig — von den von mir untersuchten Cetonia-Larven aus der Umgebung von Berlin waren mindestens 90 Proz. infiziert — vor-kommende Form, die Doflein in seinem Lehrbuche (mit Hinweis auf eine Angabe von Stein) erwähnt, die aber von der von Grassi beschriebenen und von mir zum Vergleich herangezogenen Monocercomonas melolonthae in manchen Punkten (Kernstruktur, Form) etwas abweicht und daher als Monocercomonas cetoniae bezeichnet sei. 1)

Abgesehen von der wegen der geringen Größe und den schnellen Bewegungen der Flagellaten nicht leichten Beobachtung im Leben

Archiv für Protistenkunde. Bd. XXIII.

Digitized by Google

<sup>1)</sup> Gleichzeitig und unabhängig von mir hat, wie ich nach Abschluß meiner Arbeit erfuhr, auch Frl. Dr. C. Hamburger denselben Flagellaten untersucht und einen großen Teil der hier mitgeteilten Ergebnisse gleichfalls festgestellt.

312 · V. Jollos

wurden Ausstrichpräparate untersucht, die mit Sublimat-Alkohol nach Schaudinn oder dem starken Chrom-Osmium-Essigsäuregemisch nach Flemming fixiert und mit Heidenham'schem Eisenhämatoxylin, Eisenhämatoxylin + Lithiumkarbonat (nach Breinl-Rosenbusch) oder Delafield's Hämatoxylin gefärbt waren. Die Anfertigung der Ausstriche wird durch die im Darme der Cetonia-Larve vorhandenen Mengen von Erde, Kot u. dgl. erheblich erschwert, und es empfiehlt sich daher, die Larven vor dem Präparieren längere Zeit hungern zu lassen.

Gestalt und Größe von Monocercomonas cetoniae sind starken Schwankungen unterworfen. Wie ein Blick auf Fig. 1—10 zeigt, finden sich neben kleinsten Flagellaten von kaum 7  $\mu$  Länge und 4  $\mu$  Breite auch mehr als doppelt so große, neben kugelrunden Individuen auch an einem Ende zugespitzte oder sogar langgestreckte. Wohl am häufigsten sieht man Parasiten, die vorn abgerundet sind und sich in der hinteren Hälfte allmählich zuspitzen wie z. B. auf Fig. 1. Das spitzere Ende kann dabei auf einer Seite eingedellt erscheinen. Da zwischen den verschiedenen Formen genügend Übergänge bestehen, so ist an ihrer Zusammengehörigkeit nicht zu zweifeln; eine genauere cytologische Untersuchung läßt aber auch die Bedingungen dieser Mannigfaltigkeit der Gestalt erkennen.

Bekanntlich ist durch die schönen Arbeiten Koltzoff's dargetan worden, daß jede erheblich von der Kugelgestalt abweichende Zelle irgendwelche die Abweichung bedingenden festen Skeletelemente besitzen muß. Auch bei Monocercomonas cetoniae ist nun ein derartiges formbestimmendes Element vorhanden, und zwar (ganz wie bei den ihr äußerst nahe stehenden Trichomastix-Arten) in Gestalt eines die Zelle der Länge nach durchziehenden "Achsenstabes". Ist nun dieser Achsenstab im Verhältnis zur Plasmamenge kurz, so erscheint der Flagellat oval oder nur wenig zugespitzt (Fig. 4, 6, 10), ist er dagegen sehr lang, so nimmt das betreffende Individuum für gewöhnlich eine langgestreckte Form an (Fig. 2). Nicht selten kommt es endlich aber auch vor, daß der Achsenstab während längerer Zeit oder überhaupt nicht ausgebildet wird, und in diesem Falle besitzen die Parasiten Kugelgestalt (Fig. 3, 5, 7).

Die Analyse der Formenmannigfaltigkeit von Monocercomonas cetoniae ergibt also eine schöne Bestätigung der Koltzoffschen Lehre. Sie zeigt uns aber auch weiterhin, daß wir den Einfluß der "formbestimmenden Elemente" nicht einseitig überschätzen dürfen: Abweichung der Zelle von der Kugelgestalt setzt die Anwesenheit derartiger Elemente voraus, aber es ist nicht etwa umgekehrt die

Zellgestalt allein von ihnen abhängig, also z. B. die Form von Monocercomonas cetoniae nur eine Funktion von Achsenstablänge und Zu berücksichtigen ist vielmehr auch - neben der Zellgröße. Elastizität des Achsenstabes - vor allem die antagonistisch wirkende "Spannung" des der Kugelgestalt zustrebenden Plasmas. Wie Fig. 8 und besonders die einen ziemlich extremen Fall darstellende Fig. 9 beweisen, kann diese "Spannung" so groß sein, daß der Flagellat trotz des Vorhandenseins eines recht langen Achsenstabes fast Kugelgestalt besitzt und der offenbar elastische Achsenstab selbst sich mehrfach krümmt. Wir haben hier also normalerweise - ohne Veränderung der osmotischen Bedingungen - Verhältnisse, wie sie Koltzoff bei den komplizierter gebauten Decapodenspermatozoen experimentell durch Einführung in hypotonische Lösungen erzeugen konnte. Die Form von Monocercomonas cetoniae erscheint somit als Resultante aus Länge und Elastizität des Achsenstabes sowie Spannung und Rauminhalt des Plasmas.

Erwähnt sei noch, daß in einigen wenigen Fällen eine ziemlich schnelle Umwandlung der Kugelgestalt in die gestreckte und etwas zugespitzte sowie umgekehrt beobachtet werden konnte, Vorgänge, die wohl auf Wandlungen der Zellspannung schließen lassen, da die anderen genannten Faktoren kaum derartig raschen Veränderungen unterliegen dürften. Für eine genauere experimentelle Prüfung dieser Verhältnisse eignet sich unsere Art wegen der oben erwähnten Schwierigkeiten der Lebendbeobachtung leider nicht gut.

Das Plasma von Monocercomonas cetoniae ist ziemlich dicht und enthält recht häufig Einschlüsse von verschiedener Art und Größe.

Der verhältnismäßig große Kern liegt stets im vorderen Teilder Zelle und weist einen Bau auf, wie er in ganz ähnlicher Weise bereits von zahlreichen Flagellaten bekannt ist: Er besteht aus einem nicht immer in der Mitte gelegenen sehr kompakten und chromatinreichen Caryosom und einem meist chromatinarmen Außenkerngerüst. (Monocercomonas melolonthae besitzt dagegen anscheinend immer einen wohlentwickelten chromatinreicheren Außenkern.) Ein Centriol konnte im Caryosom während des Ruhezustandes nicht mit Sicherheit festgestellt werden, was bei der geringen Größe und kompakten Beschaffenheit des Caryosoms nicht weiter verwunderlich ist. Schon manche Bilder der Geißelentstehung (Fig. 17, 6, 10) lassen aber auf das Vorhandensein eines Centriols schließen, und sehr klar tritt es dann auch bei der Kernteilung hervor (s. unten und Fig. 11 bis 13). Eine Kernmembran ist häufig, aber nicht immer nachweisbar.

besitzt vier meist ungefähr gleichlange Monocercomonas Geißeln, die bei der Bewegung sämtlich nach hinten und ein wenig nach der Seite gerichtet sind. Mitunter erscheint eine Geißel etwas länger als die übrigen und legt sich auch nach hinten über den Körper, doch kommt es noch nicht zur Ausbildung einer richtigen Schleppgeißel wie bei Trichomastix. Die Geißeln gehen meist unmittelbar vor dem Kern vom vorderen Rande des Flagellaten (Fig. 3, 7), mitunter auch — etwa in Höhe des hinteren Kernrandes - von der Seite aus. Sie entspringen aus anscheinend zwei Basalkörnern, die nicht selten so dicht zusammenliegen, daß man ihre Zahl nicht feststellen kann. Gewöhnlich sind sie aber weit voneinander getrennt, und es läßt sich dann leicht erkennen, daß die Geißeln von ihnen paarweise ihren Ursprung nehmen. (Bei der geringen Größe dieser Strukturverhältnisse erscheint es jedoch auch nicht ausgeschlossen, daß jede Geißel ihr eigenes Basalkorn besitzt und nur je zwei von ihnen äußerst dicht nebeneinander liegen. Zugunsten dieser Auffassung ließe sich z. B. Fig. 11 (rechts) anführen, wenn man hier die Verdoppelung des rechten Basalkornes nicht als frühe Teilung vor der Neubildung der Geißeln deuten will.) Die beiden Basalkörner können miteinander durch eine feine Fibrille (Desmose) verbunden sein (Fig. 4, 5). Eine weitere derartige Verbindung ("Rhizoplast") besteht nicht selten auch zwischen dem einen von ihnen und dem Caryosom resp. Centriol (Fig. 6, 10). Strukturen zeigen in Übereinstimmung mit den bei den verschiedensten Flagellaten in den letzten Jahren gewonnenen Ergebnissen auch noch beim ausgebildeten Individuum deutlich, auf welche Weise der Geißelapparat entsteht: Zuerst schnürt sich vom Carvosom (Centriol) des Kernes durch heteropole Teilung das erste Basalkorn ab (Fig. 17), von dem aus dann durch weitere Teilungen das zweite (resp. die übrigen) sowie auch die Geißelfibrillen gebildet werden. In gleicher Weise geht von dem einen (resp. ebenfalls von einem selbständigen) Basalkorn aus der oben erwähnte "Achsenstab" hervor. Bei den mit Monocercomonas so vielfach übereinstimmenden Trichomastix- und Trichomonas-Arten entsteht der Achsenstab bei der Teilung der Flagellaten nach Prowazek (1904) im Zusammenhang mit der Durchschnürung des Kernes (Caryosoms), nach Dobell (1909) mit der des Basalkornes. Im Gegensatz hierzu ist bei unserer Form kein derartiger unmittelbarer Zusammenhang mit der Zellteilung vorhanden, sondern der Achsenstab wird in der Regel erst nach vollständig beendigter Durchschnürung der Flagellaten in gleicher Weise wie die Geißelfibrillen und nach diesen angelegt. Daß auch er durch

Teilung eines Basalkornes gebildet wird, zeigt deutlich eine an seinem unteren Ende häufig nachweisbare knopfartige Verdickung (Fig. 1, 4, 8, 11). In einem Falle konnte sodann ein noch unfertiger Achsenstab beobachtet werden, der nur etwa die Hälfte der Zelle durchzog und hier in ein Knöpfchen ausging.

Die Vermehrung von Monocercomonas erfolgt durch Längsteilung, deren einzelne Phasen wiederum wesentliche Übereinstimmung mit den entsprechenden Vorgängen bei Trichomastix und Trichomonas zeigen. Der Ablauf der Kerndurchschnürung bildet aber einen neuen Beleg für die besonders von Hartmann und seinen Schülern vertretene Anschauung von dem Vorhandensein von "Centren" zum mindesten bei allen lebenskräftigen und vermehrungsfähigen tierischen Zellen (HARTMANN 1911, HARTMANN und CHAGAS 1910, JOLLOS 1910 u. a.). Zunächst tritt im Carvosom des Kernes klar ein geteiltes Centriol 1) hervor (Fig. 11, 12), dessen Hälften allmählich auseinanderrücken, aber durch eine "Centrodesmose" verbunden bleiben. Charakteristisch für Monocercomonas cetoniae ist eine sehr oft zu beobachtende Krümmung dieser Centrodesmose während der ersten Stadien der Kernteilung (Fig. 11). (Erwähnt sei übrigens, daß diese Einzelheiten nur bei genügender Differenzierung gut hervortreten, wenn das Carvosom fast völlig entfärbt erscheint.) Mit dem Auseinanderweichen der Tochtercentriole streckt sich auch das Carvosom in der gleichen Richtung. Seine chromatische Substanz verteilt sich auf die beiden Pole, die alsdann als kompakte intensiv färbbare und miteinander durch die Centrodesmose verbundene Kugeln erscheinen. Ein Teil des Caryosommaterials ordnet sich wohl auch zusammen mit Chromatin des Außenkerns zwischen den Polen an (Fig. 12). Ab und zu sieht man auf diesem Stadium bereits eine ausgebildete mitotische Figur, wie es besonders klar Fig. 13 für Monocercomonas melolonthae zeigt. Die Pole rücken alsdann immer weiter auseinander. auch die im Äquator gelegenen Substanzen wandern zu ihnen, und es entstehen auf diese Weise schließlich zwei neue Kerne, wie es ja besonders in den letzten Jahren vielfach eingehend beschrieben worden ist. Die Centrodesmose und auch die Kernmembran kann während dieser Vorgänge noch verhältnismäßig lange bestehen



<sup>1)</sup> Da den Angaben über die intranucleären Teilungszentren von mancher Seite ein gewisses Mißtrauen entgegengebracht wird, so habe ich es vorgezogen, die Stadien der Centriolteilung und Centrodesmose von einem "unvoreingenommenen" Beobachter zeichnen zu lassen. Herr Dr. Jöhgensen hatte daher die Freundlichkeit, die Figg. 11 u. 12 für mich anzufertigen, wofür ihm auch an dieser Stelle bestens gedankt sei.

bleiben. Zu erwähnen wäre noch, daß in der Richtung der Kernteilungsebene keine Konstanz besteht; fast ebenso häufig waren Stadien der Durchschnürung im Sinne der Längsachse wie der Querachse zu beobachten. Das weitere Auseinanderrücken der Kerne und die schließliche Teilung der Zelle bietet gegenüber den von anderen Flagellaten, speziell *Trichomastix* und *Trichomonas*, bekannten entsprechenden Stadien nichts Bemerkenswertes.

Wechselnd ist das Verhalten von Geißelapparat und Achsenstab bei der Vermehrung. Der alte Achsenstab wird wohl stets eingeschmolzen und in den Tochterzellen dann ein neuer, wie oben erwähnt, durch Teilung eines Basalkornes gebildet. Doch erfolgt die Auflösung auf recht verschiedenen Stadien, oft erst nach Vollendung der Kernteilung (Fig. 16, 17), so daß diese fast ebenso oft an zugespitzten wie an abgekugelten Individuen zu beobachten ist.

Auch die Geißeln können samt ihren Basalkörnern zugrunde gehen, um dann, wie oben beschrieben, vom Kern (Centriol) aus neugebildet zu werden (Fig. 17—19).

Die Neubildung der Geißeln kann hierbei, wie Fig. 13 zeigt, sehr früh, noch vor Ablauf der Kernteilung, einsetzen, und derartige Stadien sind von besonderem Interesse, da sie das Vorhandensein von Centriolen wohl eindeutig beweisen; steht doch hier der eine Pol der mitotischen Figur direkt mit dem Basalkorn und damit mit der neugebildeten Geißelfibrille in Verbindung. Entsprechende Fälle sind bereits von Berliner (1909) für Copromonas major sowie Hart-MANN und CHAGAS (1910) für Spongomonas uvella beschrieben worden. Auch bei den Metazoen finden sich Gegenstücke hierzu bei der Bildung der Spermatozoen von Bombyx mori (HENNEGUY), Pygaera sowie Paludina (Meves) und der Teilung der Kragen-Geißelzellen von Clathrina coriacea (Robertson und Minchin 1910). — Gewöhnlich wird jedoch der Geißelapparat von Monocercomonas bei der Teilung nicht rückgebildet, sondern jede der beiden entstehenden Tochterzellen übernimmt ein Basalkorn mit den dazugehörigen zwei Geißeln (Fig. 16), und aus diesen Basalkörnern gehen dann wieder die noch fehlenden beiden Geißeln durch eine Reihe von Teilungsprozessen neu hervor (Fig. 19). Mitunter - bei entsprechender Lage der Basalkörner - gehen auch sämtliche alten Geißeln nur auf das eine Tochterindividuum über, während das andere sie wie in dem zuerst beschriebenen Falle vom Kerne aus neu bildet. Trennung der jungen Flagellaten erfolgt meist erst nach Entstehung aller Geißeln.

Die Übertragung von Monocercomonas cetoniae wird durch

ziemlich derbwandige Cysten (Fig. 20—22) vermittelt, die sich nicht selten in größeren Mengen im Enddarm der Cetonia-Larven finden. Da sie bei uninfizierten Larven stets fehlten, dagegen analoge Cysten auch bei Monocercomonas melolonthae beherbergenden Engerlingen beobachtet wurden, so darf wohl ihre Zugehörigkeit zu Monocercomonas angenommen werden, zumal da auch Teilungsstadien in diesen Cysten mit entsprechenden der freien Form sehr große Übereinstimmung zeigen können (vgl. Fig. 21 u. 14). Über mit ihrer Bildung in Zusammenhang stehende geschlechtliche Vorgänge läßt sich mit Sicherheit noch nichts aussagen. Eine Copulation war niemals zu beobachten, doch lassen die innerhalb der Cyste erfolgenden Kernteilungen (Fig. 20—22) vielleicht auf eine Autogamie schließen, wie sie ja auch für Trichomastix und Trichomonas beschrieben worden ist (Prowazek 1904).

München, Zoologisches Institut der Universität.

### Literaturverzeichnis.

Berliner, E. (1909): Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.

DOBELL, C. (1909): Researches on the intestinal Protozoa of Frogs and Toads. Quart. Journ. of Micr. Science vol. 53.

DOFLEIN, F. (1909): Lehrbuch der Protozoenkunde. Jena, G. Fischer.

Grassi, B. (1881): Intorno ad alcuni Protisti endoparassitici. Atti del Soc. Ital. di scienze nat. vol. 24.

HARTMANN, M. (1911): Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. Jena, G. Fischer.

HARTMANN, M. u. C. CHAGAS (1910): Flagellatenstudien. Memorias d. Inst. Oswaldo Cruz t. 2.

Henneguy, L. F. (1897): Sur les rapports des cils vibratiles avec les centrosomes. Arch. d'anat. micr. t. 1.

Jollos, V. (1910): Dinoflagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 19.

Koltzoff, N. (1906): Studien über die Gestalt der Zelle I. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 67.

- (1909): Studien über die Gestalt der Zelle II. Arch. f. Zellforschung Bd. 2.

Meyrs, F. (1895): Über den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 56.

PROWAZEK, S. v. (1904): Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten.
Arbeiten aus d. kaiserl. Gesundheitsamt Bd. 21.

ROBERTSON, M. u. E. A. MINCHIN (1910): The division of the collar-cells of Clathrina coriacea. Quart. Journ. of Micr. Science vol. 55.

## Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren sind nach Eisenhämatoxylin-Präparaten mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates in Höhe des Objekttisches entworfen. Vergrößerung: Zeiss Apochr. Objektiv 2 mm und Comp. Oc. 12 (= ca. 1900), nur Fig. 12 und 20 Comp. Oc. 18 (= ca. 2600).

#### Tafel 13.

Fig. 1-10. Verschiedene Formen von Monocercomonas cetoniae.

Fig. 4-5. Desmose zwischen den Basalkörnern.

Fig. 6 und 10. Verbindung zwischen Caryosom und Basalkorn ("Rhizoplast").

Fig. 11-19. Stadien der Teilung.

Fig. 11, 12. Centriolteilung mit Centrodesmose.

Fig. 13. Mitose von Monocercomonas melolonthae.

Fig. 14—16. Weitere Stadien der Kernteilung.Fig. 17—18. Geißelneubildung.

Fig. 20-22. Cysten mit Kernvermehrung (Autogamie?).

Nachdruck verboten. Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Referate.

Auerbach, Dr. M. (Karlsruhe, Baden), Die Cnidosporidien (Myxosporidien, Actinomyxidien, Microsporidien). Eine monographische Studie. 83 Fig. p. 1—258. Werner Klinkhardt, Leipzig. 1910.

Seit Thélohan's und Gurley's großen zusammenfassenden Arbeiten über die Myxosporidien ist kein bedeutenderes Werk über diese Protozoengruppen erschienen. Auerbach hat es nun in der vorliegenden Arbeit versucht, die Myxosporidien, Microsporidien und Actinomyxidien eingehend und erschöpfend zu behandeln, besonders aber ist es ihm darauf angekommen, die biologischen Momente in seiner Darstellung zu betonen. Die Art, wie die Infektion stattfindet, der Infektionsweg, die Beziehungen zwischen den Parasiten und ihren Wirten sind eingehend geschildert, und diese Zusammenfassung erweist sich als eine wertvolle Einführung in das biologische Studium der Cnidosporidien.

Jede Einteilung der Cnidosporidien kann nach AUERBACH nur auf Betrachtung der Sporen gegründet sein. Der Autor meint, daß die vegetativen Stadien außerordentlich in Gestalt und Aussehen wechseln und keine bemerkenswerten Einteilungsprinzipien bieten.

Ein gutes systematisches Erkennungsmerkmal mögen Sporenformen sein. Eine wirkliche Einteilung der Cnidosporidien kann sich eigentlich nur auf die Art und Weise der Sexualität und den Ort, wo in dem Entwicklungskreis die Sexualität stattfindet, aufstellen lassen. Hierzu mag die Zeit noch zu früh sein. Denn aus der Arbeit Auerbach's geht hervor, daß der Verfasser nicht völlig verstanden hat, gemeinsame Gesichtspunkte, welche doch schon in den jetzt bekannten Entwicklungskreisen bestehen, herauszufinden und an der Hand dieser die vielen in diesem Buche niedergelegten Einzeltatsachen zu gruppieren.

Ein weiterer Punkt der Einleitung bietet zu Bemerkungen Anlaß. AUERBACH meint, daß die Einteilung SCHAUDINN's der Sporozoen in Telo- und Neosporidien für die disporen Myxosporidien nicht zu recht bestände, diese letzteren bildeten nur ein paar Sporen und ihr vegetatives Leben hörte auf, andere cystenbildende Formen zerfielen schließlich ganz. AUERBACH stimmt der DOFLEIN'schen Erklärung zu, daß für die Neo-

320 Referate.

sporidien nur die Art der Sporenbildung charakteristisch ist. Es erfolgt zuerst die Sporocystenbildung, in der Sporocyste entstehen die Sporen unter einer Hülle. Doch meint hier AUERBACH, daß diese Erklärung DOFLEIN's erweitert werden müßte; denn die Hüllenbildung der Sporen geschieht durch Zellen der Sporocyste. Doch nicht dies eine prinzipielle gurchgehende Merkmal trennt die Neosporidien und Telosporidien allein voneinander. Die Erscheinungen der Sexualität, wie und wo sie bei den beiden Gruppen auftreten, rechtfertigen heute mehr denn je die Trennung dieser beiden Gruppen, wenn auch das Weiterleben des sporenbildenden Individuums nicht immer stattfindet.

Der morphologische Teil der AUERBACH'schen Arbeit liefert eine zusammenfassende Darstellung der bekannten Arten der Cnidosporidien. Der biologische Teil, der Infektionsweg, Infektionsart, Verbreitung, Sitz der Parasiten besonders betont, erscheint als der bei weitem vollständigste und wertvollste Teil dieses breit angelegten Buches. Doch zeigt es sich, daß viele biologische Punkte in der ganzen Cnidosporidienforschung noch nicht geklärt sind, besonders das Eindringen des jugendlichen Parasiten in den neuen Wirt.

Ähnlich steht es nach der Zusammenfassung AUERBACH's für den multiplikativen Teil des Entwicklungsweges der Cnidosporidien, während von den disporen und polysporen Myxosporidien der propagative Teil des Entwicklungskreises außerordentlich gut bekannt ist. Es ist bedauerlich, daß AUERBACH weder die ausführliche Arbeit MERCIER's "de la Sexualité chez les Myxosporidies et chez les Microsporidies" nicht abwarten und auch den Teil aus HARTMANN's Autogamie-Studien, der sich auf die Cnidosporidien bezog, nicht in den Kreis seiner Betrachtungen ziehen konnte. Die Namengebung, die nach HARTMANN's Vorschlag bei den Cnidosporidien übereinstimmend mit den anderen Protozoengruppen hätten gegeben werden können, ist hier noch mit den Namen, welche die ältesten Autoren gebraucht haben (Amöboidkeime, Pansporoblast), belastet. Eine vergleichende morphologische Übersicht und eine präzise Einordnung der beobachteten Erscheinungen unter allgemeinen Gesichtspunkten kann aber durch eine richtige Namengebung gefördert werden. Daß sich in der Spore, die eine Zygote im allgemein biologischen Sinne ist, die beiden Gametenkerne befinden, die sich nach kürzerer oder längerer Zeit vereinen, geht aus der ganzen Darstellung AUERBACH's nicht klar hervor. Der Abschnitt über multiplikative Fortpflanzung der Cnidosporidien zählt, nachdem die bekannten Tatsachen zusammengefaßt sind, besonders alle Beispiele der Einkernigkeit und Zweikernigkeit der Zygoten (Sporen) auf. Doch beschränkt sich AUERBACH nur darauf, die Tatsachen anzuführen, ohne weiter auf die Bedeutung dieser Frage einzugehen. - Die propagativen Vorgänge in der Entwicklung der Cnidosporidien sind ausführlicher dargestellt. Hier gibt AUERBACH einige neue Befunde für Myxidium bergense. Der einkernige Amöboidkeim wird nach ihm zweikernig durch eine Plasmo-Die plasmogam entstandene zweikernige Form vermehrt ihre Kerne, es entstehen große und kleine Kerne, Sporenbildung findet wie gewöhnlich statt. Die Spore dagegen ist, wie bekannt, zuerst zweikernig, dann wird sie einkernig.

Die Plasmogamie der Keime scheint nach den Bildern von AUERBACH

kein normaler Vorgang zu sein (Fig. 39). Die Figuren, besonders c und d, machen einen degenerierenden Eindruck. Wenn Auerbach's Beschreibung von der anderer Autoren abweicht, so erscheint auch für diese Form eine Nachuntersuchung nötig, ebenso wie für Myxobolus Pfeisferi, weil sich zwischen Mercier's und Keysselitz' Auffassung Differenzen ergeben haben. Da Auerbach Mercier's Auffassung nur durch eine vorläufige Mitteilung kannte, so hat er nicht Stellung dazu nehmen können. Der Autor konnte daher keine abschließende Darstellung geben. Er hat auch nicht auseinandergehalten, bei welcher Gruppe eine anisogame Copulation (Ceratomyxa), eine Pädogamie (Myxobolus), eine Autogamie (Sphaeromyxa) der Sporocytenbildung zugrunde liegt, sondern hat sich damit begnügt, rein morphologisch die einzelnen Details zu geben.

Der systematische Teil der Arbeit enthält einen vollständigen Nachweis der bis jetzt bekannten Cnidosporidien. Diese Aufzählung der bekannten Parasiten und ihren verschiedenen Wirten ist äußerst wertvoll.

Erdmann (Berlin).

Shiwago, P., Der heutige Stand der Frage über die geschlechtlichen Vorgänge der Myxo- und Microsporidien. Biol. Zeitschr. Bd. 2 Heft 1 p. 1—24. Moskau 1911.

SHIWAGO gibt eine kurze geschichtliche Übersicht der Ansichten, wie die Sporenbildung bei Myxo- und Microsporidien vor sich geht. Indem der Autor alle älteren Arbeiten beiseite läßt, legt er das Hauptaugenmerk seiner Besprechungen auf die Kritik der seit 1903 erschienenen Arbeiten über Myxo- und Microsporidien. Er schildert nach Pérez den Zeugungskreis bei Thélohania maenadis. In dem Entwicklungsgang dieser Microsporidie findet sich ein Stadium, in dem der Kern verschwunden ist und seine Chromatinkörnchen das Plasma erfüllen. Acht solche Gruppen bilden acht Kerne, um die sich nun die Sporoblasten differenzieren. Die übrigen bleiben im Plasma der Mutterzelle liegen und lassen sich nach SHIWAGO mit den Restkernen der Myxosporidien vergleichen. MERCIER's Arbeit (1906) schildert den Entwicklungsgang der Thélohania du Talitre. Zwei einkernige Individuen legen sich aneinander, es kommt aber nicht zu einer Kerncopulation. "Die Kernmembran verschwindet, und in das Plasma der Copula treten 17-18 Chromatin-Granula aus, die paarweise zusammentretend verschmelzen." Acht solcher Paare lassen die Kerne der künftigen Sporoblasten aus sich entstehen, die übrige Chromatinsubstanz bildet die Restkerne. Ähnliche, von ihm als geschlechtliche angesehene Erscheinungen konnte SHIWAGO bei Pleistophora periplanetae beobachten, doch verschmelzen hier nicht zwei Individuen, sondern mehrere. Die Kerne scheiden chromatische Körnchen aus, die sich in den Knotenpunkten des stark vakuolisierten Plasmas kondensieren. Weitere Einzelheiten konnte Shiwago nicht erkennen. Es findet um diese Kerne eine Konzentration von Plasma statt. Diese Plasmakugeln haben eine weniger dichte Ectoplasmaschicht und können Pseudopodien bilden. Die so entstandenen Tochterindividuen verlassen nun den Mutterorganismus, der hiernach zugrunde geht. Jetzt beginnt die selbständige Existenz der Tochtertiere, das Ectoplasma stirbt ab, das Entoplasma, das allein übrig bleibt,

spricht Shiwago als Pansporoblast an. Es enthält ovale Kerne verschiedener Größe und junge Sporen. Die Sporenbildung verläuft, wie die anderen Autoren sie geschildert haben; doch hat Perrin (1903) in den Sporen von Pleistophora periplanetae zwei in Teilung befindliche Kerne beobachten können.

Diese Parasiten besitzen, wie SHIWAGO ausdrücklich betont, als Pansporoblasten die Fähigkeit, junge Knospen abzuschnüren. Die endogene Bildung von Sporen und diese gleichzeitig mit der Sporulation stattfindende "Schizogonie" ist durchaus kein sich isoliert findender Vorgang. Referent konnte selbst Knospenbildung auch bei Myxosporidien, bei Chloromyxum legdigi feststellen.

MERCIER hat in seiner ausführlichen Arbeit (1909) noch einmal eine Microsporidie Thelohania giardi untersucht. Hier findet keine Vermischung der Kernsubstanz statt; hier kondensiert sich das Syncaryon aus den Chromidialkörnern, in welche die beiden Kerne der Copula zerfallen sind. Der Verwandlungsprozeß der Sporoblasten in die Sporen gleicht dem bei Coccomyxa morovi beschriebenen. Fünf Kerne finden sich in jedem Sporoblasten, ein Kern weniger als in dem gleichen Gebilde der Myxosporidien, wie es auch zu erwarten stand, wenn man bedenkt, daß die Microsporidien nur eine einzige Polkapsel besitzen, dagegen die Myxosporidien zwei oder vier. Nach MERCIER's Untersuchungen geht der Sporenbildungsprozeß bei beiden Unterordnungen in gleicher Weise vor sich.

Kürzer konnte sich Shiwago bei den Besprechungen der geschlechtlichen Vorgänge bei Myxosporidien fassen, da diese nach den Arbeiten von Schröder, Keysselitz, Awerinzew und Mercier in den letzten Jahren ausführlich kritisch besprochen worden sind. Die interessante Tatsache, daß bei demselben Objekt (Myxobolus pfeifferi) zwei Forscher vollständig verschiedene Ergebnisse gefunden haben, gibt zu denken. KEYSSELITZ konnte keine Verschmelzung der Kerne bei Beginn der Sporenbildung beobachten. Kernverschmelzung erfolgt erst in der fertigen Spore oder beim Auskriechen des Amöboidkeims. Die Caryogamie ist also an den Schluß des Entwicklungskreises verschoben, die Plasmogamie findet dagegen schon am Anfang der Sporenentwicklung statt. MERCIER dagegen gibt bei Myxobolus pfeifferi eine Verschmelzung von Micro- und Macrogameten als Anfang der Sporenbildung an und leugnet eine Kernverschmelzung in der fertigen Spore und im Amöboidkeim (Anisogamie). KEYSSELITZ' Ansicht über die sexuellen Vorgänge bei Muxobolus (Pädogamie) stimmen mit denen von Schröder bei Sphaeromyxum sabrazesi (Autogamie) überein. Dagegen verlegt AWERINZEW den Copulationsprozeß in einen viel früheren Moment der Sporulation (Anisogamie). Eine Kernverschmelzung findet hier am Anfang der Sporenbildung statt. Verschmelzung der Kerne in der fertigen Spore leugnet AWERINZEW.

Die letzte Arbeit, die in den Kreis der Betrachtungen SHIWAGO's gezogen wird, ist eine neue Arbeit von AUERBACH. AUERBACH (1910) gelang der Nachweis einer endgültigen Einkernigkeit des Amöboidkeimes bei Myxidium bergense AUERBACH. Die einkernigen Individuen gelangen in den Gallengang des Fisches, dringen in die Epithelzellen ein, treten wieder frei in die Gallenblase und bilden Sporen. AUERBACH meint, daß, nachdem die jungen Individuen sich in der Gallenblase durch Teilung ver-

Referate. 323

mehrt haben, zwei von diesen einkernigen Individuen zusammentreten und plasmogam verschmelzen. Die Sporenbildung in einem solchen plasmogamen Verschmelzungsprodukt geht nach dem bekannten Schema vor sich.

Um nun die verschiedenen Resultate der Autoren sich erklären zu können, bildet sich Shiwago eine neue theoretische Auffassung. Er stellt sich vor, daß einmal in der fertigen Spore, zweitens vor Anfang der Sporenbildung eine Kernverschmelzung vorkommen könnte und daß stets nur eine dieser Copulationsformen von den einzelnen Autoren beobachtet worden sei.

Dieser Spekulation, daß in einem Entwicklungskreise zwei Momente, die beide als sexuelle Prozesse aufgefaßt werden können und aufgefaßt worden sind, vorkommen, fehlt aber jede Wahrscheinlichkeit. Im ganzen Tier- und Pflanzenreich findet sich stets in einem Entwicklungskreise nur einmal eine Kernvereinigung. Selbst bei den Pilzen (Ascomyceten) ist nach neueren Untersuchungen von CLAUSSEN nur eine einzige Kerncopulation vorhanden trotz der älteren gegenteiligen Ansichten.

Es geht also schon aus allgemein logischen Gründen nicht an, bei Myxosporidien einen zweimaligen Copulationsprozeß in einem Entwicklungskreise anzunehmen, besonders da diese Spekulationen den beobachteten Tatsachen, die an einer Species gefunden sind, widersprechen.

ERDMANN (Berlin).

Auerbach, Dr. M., Untersuchungen über Henneguya psorospermica THÉL. Sonderabdruck aus dem 24. Band der Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins. Karlsruhe 1911, p. 3—25, mit 2 Tafeln.

AUERBACH untersucht in dieser Studie Henneguya psorospermica typica und Henneguya psorospermica oviperda. Diese Species hatte COHN (96) aufgestellt. Beide Myxosporidien sind Parasiten von Esox lucius. Die erstere schmarotzt auf den Kiemen, die zweite im Ovarium dieses Fisches. AUERBACH ist es nun auf Grund seiner Untersuchungen gelungen, die Identität dieser beiden Henneguya-Arten festzustellen. Er stützt seine Behauptungen auf folgende Beobachtungen:

Das Verbreitungsgebiet beider Henneguya-Species ist identisch. Es ist zwar ein sehr großes, und man ist im allgemeinen noch nicht orientiert, wieweit Schlüsse aus der Ähnlichkeit der Verbreitungsgebiete auf das Vorkommen verschiedener Species zulässig sind. Daher gibt diese Beobachtung noch keine Sicherheit.

Bedeutsamer als diese Gemeinsamkeit beider bis jetzt in der Literatur aufgestellten Species ist die Tatsache, daß bei Henneguya psorospermica typica geschwänzte und ungeschwänzte Sporen vorkommen. Diese finden sich sowohl in den Kiemen wie in den Ovarial-Cysten. Die gleiche Beobachtung macht Auerbach auch für Henneguya psorospermica oviperda, die nur in Ovarien schmarotzt.

Die vegetativen Formen beider gleichen sich vollkommen, und es bleibt noch das verschiedene Aussehen der Cysten in den Kiemen und in den Ovarien zu erklären. Fuhrmann hatte 1904 angenommen, daß die Oviperda nur in den Eiern des Hechtes schmarotzt. Die Eihülle bleibt allein bestehen und liefert die Cystenhülle. Obgleich Auerbach

nicht prinzipiell leugnet, daß die Oriperda die Eier selbst unter Umständen befallen kann, weist er doch mit aller Entschiedenheit darauf hin. daß eigentlich der Sitz der Oriperda das Bindegewebe ist, welches sich um und in dem Eierstock befindet. Durch das Eindringen des Parasiten, der mit dem Blut und dem Lymphstrom auch an das Ovarium gelangt, wird eine sehr starke Wucherung des Bindegewebes ausgelöst, die eich durch Infiltration mit runden Zellen auf dem Schnitt kenntlich macht. Die Eier werden durch den Parasiten teils an ihrer Entwicklung gehindert, teils auch vollständig von ihm resorbiert. Der Parasit und das wuchernde Bindegewebe füllen den Platz aus, in dem sich das Ovarium befand. Die Hülle, welche von FUHRMANN als Eihülle angesprochen wird, und so die Behauptung von FUHRMANN zu rechtfertigen schien, ist die Cystenhülle der Henneguya-Cyste, die sich deutlich durch das radiär gestreifte Aussehen von der Eihülle unterscheidet. Dieses radiär gestreifte Aussehen findet sich bei vielen Myxosporidien-Cysten. färbt sich das Ectoplasma der Cyste anders als das Eiplasma.

Da die Sporen gleich sind, da die vegetativen Formen sich vollkommen ähneln, da nur der Sitz im Organismus des Wirtes bei beiden
Species verschieden ist, hält AUERBACH es für gerechtfertigt, die Species
Henneguya psorospermica oviperda zu streichen und nur eine Henneguya
psorospermica typica, wie von Thélohan zuerst gefunden ist, aufzustellen.

Erdmann (Berlin).

Auerbach, Dr. M., Über unsere Kenntnisse über die geographische Verbreitung der Myxosporidien. Zool. Jahrb. Bd. 30 Heft 5 p. 471—494. Karlsruhe 1911.

AUERBACH stellt in dieser kurzen Mitteilung die Verbreitungsgebiete der Myxosporidien und den Sitz der Parasiten zusammen, um so eine Übersicht zu gewinnen, wo Myxosporidien überhaupt vorkommen. Die monosporen Myxosporidien finden sich im Mittelmeer, doch ist es nicht ausgeschlossen, daß die Gattung Coccomyxa Léger u. Hesse überhaupt nicht zu den Myxosporidien gehört.

Die Mictosporeen, die AUERBACH selbst von den Disporeen und Polysporeen abtrennt, umfassen alle Formen, bei welchen viele oder zwei Sporen im Pansporoblasten vorkommen können. Weitaus die meisten vorhandenen Species gehören zu den Polysporeen, die wenigsten sind dispor.

Zum Schluß untersucht AUERBACH noch das Vorkommen der Myxosporidien als Parasiten von Land- und Wassertieren und kommt hier zu dem interessanten Ergebnis, daß nur (Voromyxum diploxis Gurley Parasit eines Schmetterlings, eines ausgesprochenen Landtieres ist. Doch ist die Stellung dieser Species durchaus nicht sicher. Alle anderen Wirte sind Wassertiere. Würmer, Amphibien und Reptilien sind vereinzelt Wirte. Dagegen stellen die Fische die Hauptmasse der Wirtstiere.

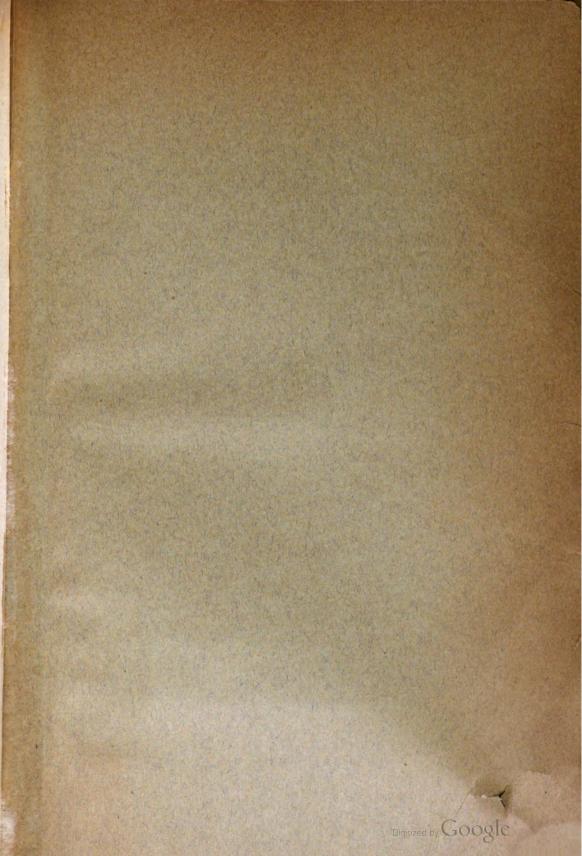
Auffallend ist, daß 6 von den 8 Species, welche nicht in Fischen schmarotzen, zu den Mictosporeen gehören, ebenso nur eine Disporee und eine Polysporee außerhalb der Fische, in anderen Wirtstieren, vorkommen.

Da besonders die Myxosporidien Europas bekannt sind, läßt sich über die Verbreitung derselben in anderen Erdteilen wenig sagen. Sicher werden sich, wenn die anderen Erdteile gut durchforscht sind, darin dieselben und neue Myxosporidienformen zeigen, wie schon das Beispiel von Nordamerika beweist.

Weiter betont AUERBACH, daß Myxosporidien sich sowohl im Seewasser wie auch im Brackwasser finden. Rein marin sind die monosporen und die disporen Myxosporidien. Von den 56 Species der polysporen Myxosporidien sind 4 marin. Alle anderen sind, wenn sie in Fischen vorkommen, Parasiten des Süßwassers.

Nachdem AUERBACH noch ein Verzeichnis der Myxosporidien in den europäischen Meeren und Flüssen detailliert aufgestellt hat, gibt er einige Fingerzeige, wie er sich die für die Zukunft wünschenswerten Untersuchungen über die Verbreitung der Myxosporidien denkt. Er möchte die Myxosporidien der Hoch- und Tiefseefische sowohl wie die der europäischen Küstenfische, weiter die Myxosporidien verschiedener Flußsysteme untersucht haben. Ebenso wäre eine strenge Scheidung der Myxosporidien der See- und Süßwasserfische wünschenswert, die sich natürlich auch auf die Myxosporidien der anderen Erdteile zu erstrecken hätte, damit ein vollständiges Bild der Verbreitung dieses Parasiten gewonnen werden könnte.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.





Digitized by Google

